АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ VOLUME XXIII ВЫП. FASC. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1944

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ **FONDÉ PAR A. N. SEWERTZOFF**

ВЫПУСК 6 **ТОМ XXIII** **1944**

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина Государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала, тел. К-1-57-21.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ВЫРАЩИВАНИЕМ МЕДИЦИНСКИХ ПИЯВОК

М. В. СИНЕВА

Бделлологическая лаборатория Московского медицинского института НКЗдрава РСФСР (Зав. лабораторией проф. Г. Г. Щеголев)

Медицинская пиявка с каждым годом завоевывает себе все большее место в медицине как лечебное средство при различного рода заболеваниях и как сырье для получения гирудина. Возрастающий спрос на пиявок заставляет изыскивать пути его удовлетворения.

Единственным методом добычи в настоящее время является пиявколовство. Пиявок вылавливают из водоемов Кавказа, Украины и других мест, т. е. пользуются естественными запасами. Однако интенсивное вылавливание должно привести к обеднению этих водоемов пиявками, а возможно, и к совершенному уничтожению в них последних, что и произошло в середине прошлого столетия в водоемах Западной Европы и большей части водоемов России. В настоящее время опасность полного уничтожения усугубляется еще и уменьшением количества болот, где обычно обитают пиявки, в результате энергично проводимых мелиоративных мероприятий. Таким образом, необходимо изыскивать другие пути удовлетворения спроса на медицинских пиявок. Таким путем, который должен на первых порах если не заменить, то во всяком случае дополнить удовлетворение спроса на медицинскую пиявку, является путь пиявководства.

Приведенные соображения заставили меня после исследования жизненного цикла и выращивания гематофага Protoclepsis maculosa [5, 6, 7] предпринять работу по изучению биологии размножения и по выращиванию медицинских пиявок.

В настоящей работе излагаются весьма кратко только главнейшие результаты проводившихся мной в течение более чем трех лет исследований роста медицинской пиявки.

Краткая история вопроса

Мы не располагаем систематически проведенными научными наблюдениями по выращиванию медицинских пиявок. Старая литература до 60-х годов прошлого столетия была богата многочисленными руководствеми и статьями по разведению пиявок, принадлежащими практикам того времени [11, 20, 13, 12, 8, 2, 1, 3]. Однако тщетно было бы искать в них систематическое научное исследование бделлотехнических вопросов.

После 60-го года в связи с временным падением интереса к бделлотерапии, дело разведения пиявок стало хиреть. Накопленный опыт не получал дальнейшего развития и не подвергся научному анализу. Внимание зоологов, работавших в области бделлологии, было поглощено разработкой сравнительной, филогенетической морфологии пиявок, а немногочисленные физиологические работы по обмену веществ и питанию пиявок [21, 20 и др.] не ставили своей задачей исследование скорости роста и выращивания пиявок и были совершенно чуждыми практическим задачам разведения. Этим объясняется, что в сводках последнего времени [24, 23, 16], если не считать ссылки на две небольшие заметки Цика (Zick [26, 27]) о разведении медицинских пиявок в аквариуме, мы в отношении роста и выращивания медицин-

ских пиявок не находим ничего, кроме кратких указаний на данные практиков, содержащиеся в вышеперечисленных старых руководствах или заимствованные у немногих современных практиков.

Материал и методика

Исходным материалом для всех опытов служили пиявки, вышедшие из коконов, отложенных в лабораторных условиях; таким образом, было точно известно происхождение материала и его возраст. Кормление проводилось на животных — лягушке, кролике, или кровью с бойни — однотипное или комбинированное (см. ниже).

Первое кормление проводилось через 10—20 дней после выхода молоди из кокона. Необходимость дальнейших кормлений устанавливалась на основании следующих признаков: 1) большой подвижности пиявок при встряхивании банки, 2) быстрого присасывания к опущенной руке, 3) уплощенности тела пиявок в спинно-брюшном направлении. Под опытами находились 500 особей, остальные (в общей сложности около 4000) выкармливались для получения массового материала. Часть последних была выкормлена до величины, пригодной для медицинского употребления, часть доведена до половозрелости, и от них получено потомство. Подопытные пиявки содержались по одному — три экземпляра в стеклянных банках с водой при температуре 18—22° С зимой и 24—27° С летом. Массовый материал после первого и второго кормления (см. ниже) также содержался в стеклянных банках с водой, а крупные пиявки после третьего и последующих кормлений — в банках с небольшим количеством воды под мхом. До и после кормления производилось взвешивание на аналитических весах отдельно каждой особи с точностью до четвертого знака.

Собственные наблюдения

Через 28—35 дней после откладки коконов при температуре 26—27° С и при определенной влажности вполне сформированные пиявки выходят из кокона. Наблюдения показали, что они в состоянии, сразу же по выходе из кокона, прокусывать кожу лягушки и сосать кровь. Однако указания старых практиков-пиявководов, что молодь нужно кормить не тотчас по выходе из коконов (Гржимайло), вызвали необходимость постановки ряда опытов для более или менее точного определения срока первого кормления. С этой целью было проведено кормление молоди медицинских пиявок на лягушках через разное количество дней от момента выхода из кокона. Кормление проводилось в банках с водой, в которую помещались лягушки и пиявки. Всего было поставлено 50 опытов с пиявками из разных коконов.

В результате оказалось, что количество взятой пиявками крови сначала возрастает до определенного срока (18 дней), затем опять падает. В других случаях это падение веса наступало раньше 10 дней или несколько позднее 20 дней, что стоит в связи с температурой содержания пиявок. Суммируя данные всех опытов, можно сделать заключение, что наилучшим сроком для первого кормления является срок через 10—20 дней после выхода из кокона, в зависимости от температуры содержания пиявок, ибо в этот срок пиявки выпивают наибольшее количество крови. Причиной нарастания количества взятой крови является, повидимому, постепенное исчезновение белка в желудочной кишке молодых пиявок, что можно было установить на срезах. Подобное явление мне приходилось наблюдать при кормлении Pr. maculosa [5]. Причину понижения количества взятой крови после определенного срока установить труднее. Очень возможно, что после усвоения всего белка пиявки начинают голодать и, слабея, становятся менее способными насасывать большое количество крови.

Затем нужно было выяснить следующие, тесно связанные между собой вопросы: 1) количество необходимых кормлений; 2) промежутки времени между кормлениями; 3) разницу в темпе роста при кормлениях кровью и непосредственно на животном и 4) влияние на темпы роста комбинированного кормления на холоднокровном и теплокровном животном.

Прежде всего было проведено выращивание молоди медицинских пиявок на крови с бойни, как пище, которая, будучи наиболее доступной по цене, представляет и наибольший интерес для практики при массовом разведении пиявок, тем более что целый ряд старых пиявководов рекомендует этот способ кормления. Кровь для кормления пиявок привозилась с бойни, где бралась непосредственно от только что убитых животных — крупного рогатого скота. В лабораторию она доставлялась уже в виде сгустка с небольшим количеством дефибринированной крови. Сгустки вместе с кровью распределялись по банкам и непосредственно на них сажались пиявки. Для кормления маленьких пиявок (первое и второе кормление) сгустки покрывались марлей или батистом, что давало меньшую смертность пиявок и ускоряло сбор насосавшихся. Банки с пиявками ставились в теплую воду или на термостат, чтобы сохранить температуру крови (30—35 С). Было поставлено 45 опытов на 70 экземплярах. Не останавливаясь здесь на всех поставленных опытах, привожу в табл. 1 наиболее типичные данные, из которых видно, что через один-полтора месяца после первого кормления, а иногда и немного раньше, пиявки кормились второй раз. К этому времени они начинали проявлять все указанные выше признаки готовности к принятию пищи. Через один-два месяца после второго кормления пиявки бывают готовы к третьему кормлению, после которого они уже становятся довольно крупными, вес их достигает иногда 0,5 г при длине 50—60 мм. В последующих кормлениях, как видно из той же таблицы, пиявки нуждаются уже только через два-три месяца. После шестого, а иногда и после пятого кормления они достигают веса более 2 г. Такие пиявки, как показали наблюдения и как указано на табл. 1, через четыре-пять месяцев расходуют почти всю кровь в кишечнике и становятся по величине, по своей способности к присасыванию и по активности вполне пригодными к врачебному употреблению.

Таким образом, удалось установить, что в лабораторных условиях можно вырастить пиявку необходимой величины (1,5—2 г) при кормлении кровью 5—6 раз в течение 12—15 месяцев. Данные,

Таблица 1

Кормление на крови с бойни

№№ подопытных пиявок	К О Р М Л Е Н И Я																				
	I			II			III			IV			V			VI			VII		
	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления	Дата	Вес в г перед кормлением	Вес в г после кормления
№ 40	26.III	0,0282	0,05[illegible]6	9.V	0,0496	0,1929	2.VII	0,1407	0,5085	22.VIII	0,4460	0,9235	16.XI	0,6560	2,6850	19.II	1,7200	—	—	—	—
№ 30	17.III	0,0476	0,0579	26.IV	0,0486	0,1876	17.VI	0,1241	0,2151	29.VIII	0,2062	0,5301	12.XI	0,4998	1,4511	4.II	0,9263	2,9800	17.V	2,0925	—
№ 49	20.IV	0,0574	0,1170	2[illegible].V	0,0970	0,2695	9.VII	0,2584	0,4321	9.XI	0,4030	0,9401	2.XII	0,5800	0,942[illegible]	10.II	0,8825	0,562[illegible]	10.V	1,5805	—

имеющиеся в литературе, указывают на гораздо более длительный срок — не менее трех лет [20, 12, 3, 14 и др.].

Принимая во внимание известные из литературы данные, что молодые пиявки питаются кровью лягушек [11, 17, 26], учитывая также, что первые два кормления на крови с бойни сопровождались в наших опытах некоторым процентом смертности пиявок, а кормление на лягушках давало хорошие результаты,— была поставлена серия опытов на комбинированной пище — лягушках и крови с бойни. Первые два кормления проводились на лягушках, остальные на крови с бойни. Не приводя здесь всех 65 опытов, укажу лишь на результаты, полученные от трех типичных:

Пиявка № 2, 29.III и 23.IV.1940 покормлена на лягушках, 2.VI, 21.VIII и 4.XI.1940 — на крови с бойни; весила 2,3002 г. Пиявка № 10. Покормлена 13.III и 19.IV.1940 на лягушках, 2.VI, 2.VIII и 4.X.1940 — на крови с бойни; весила 3,4411 г. Пиявка № 13. Покормлена 13.III и 19.IV.1940 на лягушках, 2.VI, 2.VIII и 7.XI.1940 — на крови; весила 3,0387 г. Через 4—5 месяцев после пятого кормления данные пиявки имели все признаки готовности к медицинскому употреблению.

Из полученных результатов видно, что при выращивании молоди медицинских пиявок на комбинированной пище — лягушках и крови с бойни — можно в лабораторных условиях получить пиявку, пригодную к употреблению в медицине через 11—12 месяцев, т. е. на 2—3 месяца раньше, чем при кормлении только кровью с бойни. Однако, что является причиной более быстрого роста пиявок при таком способе кормления,— сказать трудно. Возможно, что тут играет роль качество крови, а возможно и создание нормальных условий для присасывания. Не исключена возможность, что такое питание молодых пиявок лучше и потому, что более соответствует таковому в природе. Мои наблюдения не подтверждают данных Рейбштейна (Reibstein [22]) о заглатывании молодыми пиявками червей, а совпадают с указанием Цика, отметившего, что и только что вышедшие из кокона пиявки не едят ни червей ни личинок насекомых.

Для приближения способов выращивания медицинской пиявки в лабораторных условиях к природным была поставлена серия опытов по кормлению ее на лягушках и непосредственно на теплокровном животном — кролике. Первые два кормления проводились на лягушках, последующие на кролике. Для кормления на кролике пиявки сажались ему на ухо или спину. Место посадки выбривалось и протиралось ватой, смоченной в теплой воде. Всего было поставлено 15 опытов, из которых приведу наиболее типичные:

Пиявка № 2, кормленная первый раз 9.XII.1940, четвертый раз — 16.VIII.1940, весила 3,1017 г. Пиявка № 8, кормленная первый раз 26.III.1940, четвертый раз 16.IX.1940, весила 6,4500 г. Пиявка № 13, кормленная первый раз 19.III.1940, четвертый раз 16.IX.1940, весила 4,0135 г.

Цифровые данные веса пиявок после четвертого кормления показывают, что в лабораторных условиях при кормлении сначала лягушками, а потом кроликом за 4 кормления можно вырастить пиявку, иногда даже превышающую по величине требуемую для применения в медицине.

Ввиду того что в природных условиях не исключена возможность питания медицинских пиявок с самого начала на теплокровном животном, было проведено их выращивание на кролике. Наблюдения показали, что молодые пиявки при первом кормлении с трудом прокусывают кожу млекопитающего; в некоторых случаях приходилось предварительно делать ранку, чтобы заставить пиявку присосаться. Интересно, что после присасывания одной пиявки следующие уже скорее присасывались и большею частью поблизости от места прикрепления первой. Возможно, что тут играет роль запах крови, к которому, как известно,

пиявки очень чувствительны. Из 43 поставленных опытов приведу результаты наиболее типичных:

Пиявка № 1, покормленная первый раз 7.III.1940 и четвертый раз — 19.VIII.1940, весила 4,0028 г. Пиявка № 38, покормленная первый раз 10.III.1940 и четвертый раз 19.VIII.1940, весила 2,3878 г.

Из полученных данных видно, что так же, как и при предыдущем типе кормления, кормление только на кролике дает через 8—10 месяцев пиявок иногда по величине больших, чем это необходимо для применения в медицине. Получение пиявок — при кормлении лягушкой и кроликом и исключительно кроликом — большей величины и в более короткий срок, чем в предыдущих опытах, показывает, что данные условия являются более нормальными для питания пиявок, так как здесь и состояние крови и условия для присасывания являются более близкими к таковым в природе.

Суммарные результаты всех четырех серий опытов я привожу в двух таблицах. В табл. 2 указан вес тела пиявки перед каждым кормлением, в табл. 3 — вес крови, какой берет пиявка за каждое кормление.

Таблица 2

Вес тела пиявки перед каждым кормлением

Тип кормления	КОРМЛЕНИЯ							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
	Средний вес тела в граммах							
Лягушка—кролик (I серия)	0,02	0,07	0,21	0,67	2,83	—	—	—
Кролик (II серия)	0,03	0,08	0,30	0,63	1,8[illegible]	—	—	—
Лягушка—кровь с бойни (III серия)	0,03	0,09	0,24	0,53	0,89	2,06	—	—
Кровь с бойни (IV серия)	0,03	0,07	0,17	0,35	0,50	0,74	1,81	—

Таблица 3

Вес крови после каждого кормления

Тип кормления	КОРМЛЕНИЯ					
	I	II	III	IV	V	VI
	Средний вес крови в граммах					
Лягушка—кролик (I серия)	0,07	0,29	0,56	2,68	—	—
Кролик (II серия)	0,06	0,27	0,89	1,96	—	—
Лягушка — кровь с бойни (III серия)	0,07	0,22	0,41	0,97	1,69	—
Кровь с бойни (IV серия)	0,05	0,11	0,21	0,35	0,80	1,54

Из цифровых данных видно, что большее количество крови, а следовательно, и больший вес при меньшем количестве кормлений, имеют пиявки, кормленные на лягушках и кролике или только на одном кролике; данные пиявки достигают через четыре кормления величины, пригодной для применения в медицине. Пиявки, кормленные на лягушках и крови, брали, начиная с третьего кормления, меньше крови, а значит имели и меньший вес и нуждались уже в пяти кормлениях для достижения той же величины. Пиявки, кормленные на одной крови, брали меньшее количество ее, начиная с первого кормления, и, имея меньший вес, требовали шести кормлений для получения результатов, подобных первым двум. Сравнивая приведенные на таблицах данные первой серии с третьей, а также второй с четвертой каждого опыта, можно видеть,

что кормление пиявок непосредственно на животном (первая и вторая серии) дает лучшие результаты, чем кормление полное или частичное (третья и четвертая серии) на крови с бойни. Для выяснения вопроса, имеет ли тут значение качество крови (крупный рогатый скот или кролик) или способ ее восприятия, были поставлены опыты по выращиванию пиявок непосредственно на кролике и на крови, предварительно выпущенной из кролика. Из 10 поставленных опытов приведу в качестве примера данные двух опытов:

Пиявка № 1 29.VII.1940 покормлена на кролике и пиявка № 6 одинакового веса и из того же кокона — на сгустке крови кролика. 20.I.1941 эти пиявки покормлены четвертый раз, одна на кролике, другая на сгустке крови кролика. Первая весила 4,3245 г, вторая 0,5835 г. Пиявки № 2 и № 7 покормлены 29.VII.1940 — одна на кролике, другая на сгустке крови. 2.IV.1941, покормленные пятый раз на кролике и сгустке крови, они весили: первая 12,7800 г, вторая 1,7735 г.

Данные опыта показали, что, повидимому, не качество крови (рогатый скот или кролик), а состояние ее (сгусток или непосредственно от животного), а возможно и нормальные условия для присасывания дают возможность пиявкам брать большее количество крови, а следовательно, быстрее расти. Подтверждением последнего отчасти может послужить сравнение полученных данных первой и второй серий опытов с таковыми третьей и четвертой, где были даны естественные условия для присасывания.

Могут ли медицинские пиявки питаться кровью только холоднокровных животных и достигнуть величины, пригодной для применения в медицине, а также и половозрелости — вопрос, который неоднократно поднимался в литературе [20, 1, 2 и др.], но до сего времени остается не разрешенным (Цик). Для разрешения его были поставлены опыты по кормлению медицинских пиявок исключительно на лягушках.

Привожу несколько наиболее характерных опытов (см. табл. 4), из которых видно своеобразие роста пиявок при таком способе кормления. Для получения пиявки, годной к медицинскому употреблению, ее необходимо покормить 7—8, а иногда и 9 раз, и она достигает требуемой величины (0,5—2 г) только через 17—20 месяцев, тогда как при описанных выше способах необходимо 5—6 кормлений в течение 8—15 месяцев.

Таким образом, при таком питании пиявки нуждаются как в более продолжительном времени для достижения требуемой величины, так и в большем количестве кормлений. Возможно это происходит потому, что кровь лягушки быстрее расходуется и требует более частого принятия пищи, а следовательно, и более продолжительного времени для достижения необходимой величины.

Для выяснения вопроса, способны ли пиявки размножаться, питаясь только кровью холоднокровных животных, в данном случае лягушек, мы продолжали кормить этих пиявок дальше; после двух, трех кормле-

Кормление

№№ подопытных пиявок	К О Р М													
	I			II			III			IV			V		
	Дата	Вес в г		Дата	Вес в г		Дата	Вес в г		Дата	Вес в г		Дата	Вес в г	
		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления
№ 53	9.III	0,0148	0,0558	19.IV	0,0300	0,1401	1.XI	0,1131	0,5890	15.VIII	0,2432	0,9318	18.X	0,8080	1,8304
№ 62	3.III	0,0543	0,2014	5.IV	0,0765	0,2753	1.VI	0,1296	0,4796	5.VIII	0,3860	1,5440	8.X	1,0030	1,8054
№ 67	21.III	0,0242	0,0357	25.IV	0,0485	0,1407	15.VI	0,0597	0,2558	17.VIII	0,2132	0,8200	6.XI	0,5462	1,6[illegible]33

ний их рассаживали парами для совокупления, а затем помещали в аквариумы для откладки коконов. Всего было 4 пиявки, из которых каждая положила по 1 кокону; в коконах было от 8 до 12 пиявок.

Таким образом, поставленные опыты показали, что при питании только кровью лягушек пиявки хотя и могут достигать величины, пригодной для применения в медицине, но требуют для этого более продолжительного времени и большего числа кормлений, чем при всех других указанных выше способах. Такие пиявки достигают и половозрелости, однако кладут минимальное количество коконов с небольшим числом зародышей.

Опыты делают весьма вероятным заключение, что хотя пиявки и могут размножаться в водоемах, обитаемых лягушками и не посещаемых млекопитающими, однако такое размножение должно быть ограниченным, и при наличии промысловых интенсивных выловов из таких водоемов пиявок последние легко могут быть истреблены.

Выкармливая медицинских пиявок до величины, пригодной в медицине, я имела возможность наблюдать на большом количестве материала неоднородность по величине выходимых из коконов пиявок. Иногда длина их тела колебалась от 7 до 35—40 мм. При дальнейшем росте эта разница не только не сглаживалась, а в некоторых случаях даже увеличилась, так как в каждое кормление более крупные пиявки, повидимому, брали большее количество крови и быстрее росли, чем мелкие. Пиявки каждого опыта содержались в одной банке и кормились все вместе сначала на лягушках, а затем на кролике. Одинаковые по возрасту пиявки могут сильно отличаться по своей величине. Поэтому нельзя по величине определять возраст пиявки и, наоборот, по возрасту судить о величине.

При постановке опытов по кормлению сразу всего количества пиявок, вышедших из кокона, а также при массовом кормлении, я столкнулась с очень интересным явлением своеобразного каннибализма у мелких пиявок, отмечавшегося некоторыми старыми авторами [11]. Оказалось, что маленькие пиявки, только что накормленные и, повидимому, недостаточно насосавшиеся крови, посаженные в банку вместе с крупными, тоже только что накормленными, набрасываются на последних и начинают сосать из них кровь. Иногда на одну крупную пиявку набрасывалось такое количество мелких, что последние совершенно покрывали собой крупную. В большинстве случаев крупные пиявки, если их во-время не освобождали, погибали, так как тело их бывало прокусано и из их кишечника вытекала кровь. В силу этого при массовом кормлении приходилось тотчас после того как пиявки напьются крови, сортировать их по величине и степени насыщения и рассаживать отдельно.

Наряду с выращиванием молоди медицинских пиявок до величины, пригодной для медицинского употребления, были поставлены опыты по →

Таблица 4

на лягушках

Л Е Н И Я

VI			VII			VIII			IX			X		
Дата	Вес в г		Дата	Вес в г		Дата	Вес в г		Дата	Вес в г		Дата	Вес в г	
	перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления		перед кормлением	после кормления
17.I	1,2456	1,9418	17.III	1,3500	2,3900	—	1,7204	—	—	—	—	—	—	—
10.XII	1,3025	2,2900	12.II	1,3735	2,4300	15.IV	1,4085	2,7032	—	1,7503	—	—	—	—
4 II	1,1005	1,8342	15.IV	1,2975	2,1300	12.VI	1,5430	2,4250	12.VIII	1,6354	2,7604	—	1,9042	—

выяснению наступления срока половой зрелости у данных животных. Из литературных данных известно, что медицинская пиявка становится половозрелой в возрасте не ранее 5 лет [3, 12, 14, 4 и др.]. Для проведения данных опытов часть пиявок, выращенных до величины, пригодной для применения в медицине (около 200 экземпляров), кормилась через 2—3 месяца еще раз. Тотчас после кормления они весили от 8 до 15 г. Таких пиявок выдерживали в воде (при температуре 25—27° С) около месяца для совокупления; посаженные затем в торфяную почву, покрытую мхом, они через один-два месяца, а иногда и раньше откладывали коконы.

Так, пиявка № 75, покормленная в первый раз 15.II.1939, посажена для откладки коконов 3.VI.1940; отложила первый кокон 6.VII.1940. Пиявка № 15, покормленная первый раз 15.IX.1939, посажена для откладки коконов 7.VIII.1940; начала откладывать коконы 14.IX.1940.

Таким образом удалось установить, что в лабораторных условиях можно вырастить половозрелую медицинскую пиявку в 12—18 месяцев и получить от нее потомство. Пиявки, выращенные в лабораторных условиях, отложившие первые коконы в апреле 1939 г.,— в мае 1941 г., начали откладывать коконы в четвертый раз. Пиявки, отложившие первые коконы в мае 1940 г.,— в ноябре 1940 г., а некоторые в феврале 1941 г. начали откладывать коконы второй раз (т. е. через 6—8 месяцев после первой кладки). Согласно указаниям, имеющимся в литературе [3, 12, 20, 14], медицинские пиявки откладывают коконы один раз в год и только в летнее время. Приведенные данные показывают, что при искусственном выращивании можно заставить медицинскую пиявку откладывать коконы в любое время года и не через год, а через 6—8 месяцев. Кроме того, некоторые старые пиявководы не рекомендуют оставлять пиявок для второй и последующих кладок, ввиду уменьшения количества откладываемых ими коконов. Наблюдения, проводимые в лаборатории, показали, что пиявки во второй и третий раз откладывают не только такое же количество коконов, но иногда и большее, чем в первую кладку. Все эти данные открывают широкий путь для искусственного инкубационного разведения медицинских пиявок.

Заключение

Ряд выводов был дан выше, теперь я хочу остановиться на отдельных вопросах, имеющих как теоретическое, так и практическое значение. Наблюдения, проведенные при выращивании медицинской пиявки, дали возможность обнаружить некоторые особенности этого гематофага, по сравнению с другой известной мне формой — Pr. maculosa [5, 6, 7]. Последняя питается три раза в жизни, после чего наступает период ее размножения. Медицинская пиявка, повидимому, не имете определенного числа принятий пищи до наступления полового размножения. Интересно в связи с этим отметить, что в отличие от Pr. maculosa, приступающей к принятию пищи после полного израсходования всей крови, всосанной при предшествующем кормлении, медицинская пиявка способна принимать пищу и при наличии некоторого количества крови в ее кишечнике. Эту особенность медицинской пиявки можно было наблюдать и на пиявках в естественных условиях. Пиявки, собранные мною из водоемов северного Кавказа и Украины, всегда имели кровь в кишечнике, хотя охотно шли на шум и присасывались к ногам — признак готовности к принятию пищи. С другой стороны, Pr. maculosa размножается только раз в жизни, тогда как медицинская пиявка, как показали вышеуказанные опыты, способна к многократному размножению и, в противоположность высказываниям некоторых авторов (Гржимайло), без понижения плодовитости.

Очень важным фактором при выращиваниии пиявок является содержание их при постоянной температуре. Резкие колебания больше 3—4° во время как эмбрионального, так и постэмбрионального развития гибельно отражаются на состоянии пиявок.

Полученные нами результаты представляют не только теоретический интерес, но имеют большое значение для массового искусственного, инкубационного разведения пиявок. Установленная методика разведения, содержания и выращивания пиявок дала возможность получить медицинскую пиявку, годную к употреблению, в значительно более короткий срок, чем указано в литературе. Выращивание массового количества пиявок и получение от них потомства говорит о том, что данные пиявки являются вполне нормальными по своим биологическим особенностям. Пригодность пиявок, выращенных в лаборатории, к врачебному употреблению подтвердилась полученными отзывами из клиник 3-го ММИ и Бюро пиявок, куда пиявки сдавались для применения их при лечении.

Выработанная методика разведения пиявок уже применяется в Бделлологической лаборатории ММИ и лаборатории хозяйства «Медпиявка» Лекрастреста НКЗдрава СССР.

Подводя итоги всему изложенному выше, можно сказать, что полученные данные дают возможность в дальнейшем поставить вопрос об искусственном, инкубационном разведении пиявок в массовых количествах в производственных целях.

Выводы

1. Быстрое разведение и выращивание медицинских пиявок может быть достигнуто при содержании пиявок в инкубационных условиях при постоянной повышенной температуре (18—22° зимой и 24—27° летом).

2. При таком разведении, применяя в качестве пищи сгустки крови теплокровных животных (коров, лошадей, свиней), можно вырастить медицинскую пиявку до величины, пригодной для применения в медицине (весом 1,5—2 г) в течение 12—15 месяцев (вместо трех лет, указываемых в литературе). Первое кормление проводилось нами через 10—20 дней по выходе из кокона, второе — через 1—1,5 месяца, третье — через 1,5—2 месяца и дальнейшие через каждые 2—3 месяца.

3. Применяя в качестве пищи первые два раза лягушек, а в последующем — сгустки крови теплокровных животных, можно вырастить медицинских пиявок до необходимой величины в течение 11—12 месяцев.

4. При кормлении медицинских пиявок первые два раза на лягушках, а затем на кролике можно при указанном методе вырастить пиявку весом 1,5—2 г в течение 8—10 месяцев.

5. Кормление медицинских пиявок исключительно на лягушках удлиняет продолжительность роста до 17—20 месяцев; для получения пиявок вышеуказанной величины требуется большее число кормлений.

6. Половозрелые медицинские пиявки, выращенные исключительно на крови лягушек, откладывают минимальное количество коконов (1) с небольшим количеством зародышей (8—12).

7. Кормление пиявок на сгустках крови или дефибринированной крови показало значительное преимущество первого способа.

8. В отличие от Pr. maculosa, медицинская пиявка до наступления половой зрелости питается неопределенное количество раз и способна принимать пищу и при наличии некоторого количества крови в ее кишечнике.

9. Резкие колебания температуры гибельно отражаются на выращиваемых молодых пиявках.

10. Каннибализм медицинских пиявок, отмечавшийся Брандтом и Рацебургом, нашел подтверждение и в моих наблюдениях; голодные или недостаточно насосавшиеся маленькие пиявки набрасывались на более крупных, хорошо насосавшихся, и сосали у них кровь.

11. Полученные данные показали, что, пользуясь методикой автора, можно получить вполне нормальных и пригодных для медицинского употребления пиявок в короткий срок. Таким образом, возможно поставить вопрос об инкубационном, массовом разведении пиявок в производственных целях.

Литература

1. Брыков Д., Руководство к разведению, сохранению и употреблению пиявок, 1856.—2. Воскресенский А, Монография врачебных пиявок, 1859.—3. Гржимайло И., Описание двадцатилетних опытов разведения пиявок, Зап Ком. аккл. жив., 1, 1859.—4. Коршельт Е., Продолжительность жизни, старость и смерть, 1925.—5. Синева М., Биологические наблюдения над Protoclepsis maculosa, Раб. Лаб. общ. биол. и зоол. 3-го Моск. мед. ин-та, 1, 1933.—6. Синева М., Некоторые наблюдения над влиянием температуры на рост и размножение Protoclepsis maculosa, Зоологический журнал, XIX, 1940.—7. Синева М., Наблюдения над биологией размножения Pr. maculosa, там же, XX, 1941.—8. Усов С. Естественная история пиявки, Зап Ком. аккл. жив., 1, 1859.—9. Щеголев Г., О применении видоизмененного метода Лонера для выкормки медицинских пиявок, 1944.—10. Bialaszewicz K., Influence de la nutrition sur le métabolisme chimique et énergétique chez les sangsues, Arch. Intern. Phys., 23, 1924.—11. Brandt J. u. Ratzeburg J., Medizinische Zoologie, 1833.—12. Ebrard E., Nouvelle monographie des sangsues médicinales, 1857.—13. Fermond Ch, Monographie des sangsues médicinales, 1854.—14. Herter K., Hirudinea, Biol. der Tiere Deutschlands, 35, 1932.—15. Herter K., Die Physiologie der Hirudineen, Bronns Klass. und Ordn. des Tierreichs, 4. Bd. 3. Abt, 4. Buch, 1936.—16. Herter K., Die Ökologie der Hirudineen, ibid., 19 7.—17. Landois H., Eine westfälische Blutegelzucht im Massenbetriebe. Der Zoologische Garten, 18, 1877.—18. Leuckart-Brandes, Die Parasiten des Menschen, 1886.—1901.—19. Löhner L., Über künstliche Fütterung und Verdauungsversuche mit Blutegeln, Biol. Centralbl., 35, 1915.—20. Moquin-Tandon A., Monographie de la famille des Hirudinées, 1846.—21. Pütter A., Der Stoffwechsel des Blutegels, Zeitschr. f. allg. Physiol., 6 u. 7, 1907—1908.—22. Reibstein H., Über Bau und Tätigkeit der Kiefer von Hirudo medicinalis, Zool. Jahrb., Abt. Anat., 54, 1931.—23. Schleip W., Ontogenie, Bronns Klass. und Ordn. des Tierreichs, 4. Bd., 3. Abt., 4. Buch, 1936.—24. Scriban u. Autrum, Hirudinea, Kükenthal's Handbuch der Zoologie, 1928—1934.—25. Stölter G., Praktische Result. d. Blutegelzucht, 1860.—26. Zick K., Blutegelzucht im Aquarium, Zool. Anz., 97, 1931.—27. Zick K., Weiteres über Zucht und Fortpflanzung des medizinischen Blutegels, ibid., 103, 1933.

OBSERVATIONS SUR L'ÉLÈVE DES SANGSUES MÉDICINALES

M. SSYNEWA

Le laboratoire de la Bdellologie de l'Institut de Médecine de Moscou (chef de laboratoire prof G. Stchegoleff)

Résumé

La pêche active des sangsues, qui était depuis longtemps le moyen principal d'obtenir des vers et qui se produisait souvent sans mesure et sans prevision de l'avenir, a amené la dépopulation d'une grande partie des bassins, qui ont été auparavant riches en sangsues. La reproduction et l'élève des sangsues dans la captivité, ou la hirodiniculture, est donc une question tout à fait à l'ordre du jour. Les expériences nombreuses de l'auteur sur l'élève de ces vers dans les conditions de la température élevée du moment de leur éclosion des cocons, ont montré, qu' on peut obtenir par ce procédé dans l'espace d'un temps très court des sangsues bien saines et belles, qui sont complétement propres par leur poids, leur robustesse et leur activité à l'emploi en médecine. Le temps néces-

saire pour obtenir ces résultats variait selon le mode d'alimentation. Les sangsues, qui recevaient leur nourriture en se gorgeant sur les caillots de sang coagulé des mammifères (vaches, chevaux, porcs), fraîchement tués à la boucherie, arrivaient à l'âge adulte, qui rend une sangsue bonne pour l'usage médical, en 12—15 mois. Si les sangsues recevaient à deux premiers repas des grenouilles, le temps d'élevage se réduisait à 11—12 mois. En nourrissant les sangsues les deux premières fois sur les grenouilles et les fois suivantes sur le mammifère (lapin), on pouvait réussir de belles sangsues en 8—10 mois. L'alimentation faite exclusivement sur les grenouilles augmentait le temps nécessaire jusqu'à 17—20 mois et donnait des individus, qui produissaient peu de cocons et peu de germes. L'introduction de la méthode de l'auteur dans la hirudiniculture permettra d'accélérer considérablement l'élevage en masse de ces vers utiles.

L'auteur pouvait confirmer l'indication de quelques autèurs anciens sur la présence parmi les sangsues médicinales d'une forme originale de cannibalisme: les petites sangsues affamées se jetaient sur les individus gorgés et suçaient avidement le sang pompé.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

ПЛОДОВИТОСТЬ CYCLOPS SERRULATUS FISCHER И ЕЕ ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

А. ЗЕЛИКМАН

Институт зоологии Московского государственного университета

Введение

Едва ли не с первой попыткой изучения жизненного цикла циклопов мы встречаемся у Буркгардта (G. Burckhardt [5]) и Вольфа (E. Wolf [18]), которые пользовались методом определения скорости развития по количественному соотношению особей на разных стадиях развития.

Несомненно более точные результаты дает метод изолированного содержания в лаборатории отдельных серий размножающихся и развивающихся циклопов. Если не считать исследований, специально посвященных метаморфозу циклопов (Дитрих, W. Dietrich [8], Цигельмайер, Ziegelmayer [19], Кокер, Coker [6] и др.) [1], можно указать лишь очень немного работ, рассматривающих вопросы плодовитости циклопов и построенных на использовании указанного метода содержания изучаемых животных в лаборатории на протяжении всего периода размножения и развития их. Эверс (Evers Lela A. [11]) изучал плодовитость нескольких видов пресноводных циклопов, но без попытки проанализировать роль отдельных факторов среды, хотя он и признает существенную роль последних в размножении циклопов; в частности, обнаруженные этим автором различия в скорости эмбрионального развития разных циклопов приписываются им различиям температуры среды.

Лишь Вальтер (E. Walter [17]), использовавшая тот же метод, изучала влияние температуры на жизненный цикл C. viridis (размножение, эмбриональное развитие и пр.). Среди факторов внешней среды, влияющих на размножение циклопов, температурным воздействиям принадлежит одно из первых мест. Температурный фактор имеет свои пределы, ограничивающие возможность размножения циклопов (температурная валентность вида), но и в этих пределах при различном своем выражении он оказывается то более, то менее благоприятным фактором плодовитости циклопов

Под плодовитостью вида, вообще говоря, понимают среднюю численность поколения, оставляемого одной или парой особей данного вида.

Плодовитость циклопа определяется многими разнообразными факторами; она зависит от того, как часто откладываются самкой яйца, как велика численность отдельной кладки, сколько раз в течение всей жизни самка откладывает яйца, какова скорость развития эмбриона и личинок, какова количественная зависимость между кладкой и вылуплением молоди и т. п. С другой стороны, перечисленные здесь факторы плодовитости испытывают сильное влияние разнообразных условий внешней среды и следовательно изучение связи между плодовитостью и условиями внешней среды неизбежно сводится к определению зависимости отдельных факторов плодовитости от определенных условий окружающей среды. В настоящей работе обсуждается зависимость некоторых из перечисленных факторов плодовитости от температуры — важнейшего внешнего агента.

Материалы и методика

Для настоящего исследования использован главным образом Cyclops serrulatus Fischer, в меньшей мере — C. viridis Jurine, по которому собран менее систематический материал.

[1] Наше исследование не затрагивает вопросов постэмбрионального развития.

Этот выбор подсказан результатами проведенного нами сравнительного анализа плодовитости некоторых пресноводных циклопов [14], где было установлено, что Cyclops serrulatus отличается очень высокой плодовитостью (более быстрое половое созревание, большее число кладок яиц в течение жизни самки и пр.).

Циклопы были собраны весной в окрестностях г. Ашхабада в небольших водоемах, связанных с арычной системой орошения. Через несколько дней в принесенной из природы пробе появились самки с яйцевыми мешками. Наблюдения проводились как над этими самками, так и над последующими поколениями, выращенными в лаборатории.

За исключением температурного фактора, меняющегося согласно условиям эксперимента, все прочие условия содержания циклопов сохранялись однородными на всем протяжении эксперимента и по возможности близкими к оптимальным. Неблагоприятное действие одного из условий часто губит всю культуру. К тому же методика длительного содержания пресноводных циклопов в лабораторных условиях еще недостаточно разработана. Все авторы, культивировавшие пресноводных циклопов, отмечают важность содержания их в чистой воде. Дитрих [8], культивировавший Cyclops strenuus и несколько других видов, предостерегает против использования для этих целей водопроводной воды и считает необходимым тщательно очищать воду фильтрованием. То же отмечает и Е. Вальтер [17] для C. viridis; у нее же мы находим указание на необходимость предохранять стаканчики с циклопами от загрязнения грибками, бактериями. Мы проверили правильность этих указаний для избранной нами формы и содержали Cyclops serrulatus в воде различной степени загрязненности гниющими органическими веществами и бактериями. Как и следовало ожидать, вода, подобная той, которая встречается в полисапробных и α-мезосапробных водоемах, губит в короткий срок культуру циклопов; в более чистой воде процент гибели меньше. Вообще, чем чище вода, чем меньше в ней засоряющих органических остатков и бактерий, тем ниже смертность циклопов и особенно науплиусов.

Для наших культур мы использовали воду, взятую по месту сбора циклопов; тем самым свойства ее были как бы апробированы самими циклопами. Предварительно — фильтрованием через двойной бумажный фильтр — вода очищалась от различных засоряющих ее примесей, от мелких животных и растений, а также от циклопов и их яиц и личинок. Через каждые 1—2 дня вода в опытных стаканчиках сменялась.

Не менее важен вопрос о питании циклопов при разведении в лаборатории, но и он мало изучался; к тому же некоторые авторы обобщали и распространяли на всех Copepoda выводы, полученные из наблюдений над той или иной своеобразной по характеру питания группой циклопов [4, 12].

Лишь у Дитриха [8] мы находим указание на различный характер питания у разных семейств пресноводных копепод в зависимости от способа захватывания пищи. Циклопы, по мнению Дитрих, поглощают мелких животных, центрифужный планктон, а также отчасти и детрит. Дзюбан [7] в своих исследованиях над различными циклопами убедился в том, что в основном циклопы питаются, как хищники; фитопланктон и детрит, по мнению Дзюбан, пищей служить не могут.

В наших исследованиях [14] мы поставили себе целью выяснить значение оформленной пищи (инфузории, прочие одноклеточные) для развития и жизнеспособности циклопов при лабораторном содержании. Мы пришли при этом к следующим выводам: мелкие животные (Protozoa и др.) служат главным источником питания пресноводных циклопов всех возрастов либо, по крайней мере, составляют необходимый компонент пищевого материала для них. Растворенные в воде вещества, детрит, а также и бактерии представляют собой качественно неполноценный корм для циклопов (если вообще могут служить пищей); лишение циклопов оформленной пищи вызывает повышенную смертность молоди и резкое замедление постэмбрионального развития выживающих в этих условиях личинок. Основываясь на этом, мы в настоящем исследовании кормили подопытных циклопов культурой инфузорий (главным образом парамеций). Инфузории вносились тонкой пипеткой в стаканчик с циклопами в количестве, достаточном для избыточного питания; при ежедневном просмотре корм добавлялся; каждый раз при смене воды в опытном стаканчике (каждые 1—2 дня) пища вносилась заново.

Форма и особенно размеры сосуда для содержания циклопов также привлекали внимание всех разводивших мелких рачков в лабораторных условиях [8, 17, 2, 16, 3 и др.]. В определении формы и размеров сосудов для содержания одиночных циклопов и молоди отдельного помета мы руководствовались следующими соображениями. Во-первых, объем воды должен быть минимальным, чтобы по возможности облегчить наблюдение за состоянием культуры и подсчет науплиусов; на выполнение этих операций потребуется тем меньше времени, чем меньше воды в стаканчике с культурой циклопов; во-вторых, слой воды должен быть возможно больше; циклопы составляют группу активно плавающих копепод, и, чем выше столбик воды, тем больше условия содержания приближаются к природным; в-третьих, поверхность воды необходимо свести к минимуму, чтобы уменьшить испарение и загрязнение; в-четвертых, для более мелких форм можно использовать более мелкие сосуды. Мы пользовались для этой цели пробирками цилиндрической формы высотой 5—6 см, диаметром около 1 см.

С момента копуляции или появления первых яйцевых мешков самка отсаживалась в отдельный стаканчик; науплиусы, по мере вылупления, отсаживались, причем каждый помет из отдельной кладки помещался в отдельный стаканчик.

Исследование складывается из трех серий опытов, различающихся характером температурного режима для подопытных животных. В первой из них (основная серия) мы воспользовались естественной обстановкой; опыт проведен весной (апрель — май) в г. Ашхабаде. Для этого времени года характерна ровная, постепенно повышающаяся температура с небольшими временными колебаниями.

Стаканчики с опытным материалом содержались на столе у окна, закрытого бумагой, чтобы избежать прямого действия лучей солнца на циклопов. Температурные условия основного эксперимента были следующими: 1) температура постепенно повышалась с 15° С в начале эксперимента до 30° С и выше в конце его; временные колебания (понижение, повышение) температуры были небольшими (до 4°) и не нарушали общей тенденции к повышению; 3) суточные колебания температуры были относительно небольшими (до 4° С).

Условия двух других серий опытов приведены ниже.

Зависимость темпа откладки яиц от температуры

Частота откладки яиц, т. е. количество кладок в опредеделенную единицу времени, определяет темп откладки яиц. Условия, изменяющие темп откладки яиц у циклопа, изменяют тем самым плодовитость.

Размножающиеся самки сидели порознь в стаканчиках; путем периодического просмотра культуры устанавливалось время откладки яиц. При сравнительном изучении плодовитости нескольких видов циклопов [14] нам удалось подметить некоторые особенности в размножении C. serrulatus, а именно: почти немедленное образование новых яйцевых мешков после вылупления науплиусов из яиц предыдущей кладки (через 1—3 часа). В таком случае для обнаружения новой кладки необходимо либо просматривать культуру ежечасно, чтобы не пропустить время, когда самка не имеет яйцевых мешков, либо при просмотре культуры 1—2 раза в сутки пользоваться для этой цели бинокулярной лупой и о новой кладке судить по наличию в культуре молодых науплиусов из предыдущей кладки (невооруженным глазом или с помощью ручной лупы трудно заметить науплиусов C. serrulatus). Мы пользовались вторым из этих методов.

Данные регистрации таких наблюдений выявляют период между двумя смежными кладками; величина, обратная периоду между двумя кладками, представляет частоту или темп откладки яиц. В нашем опыте 5 самок содержались при температуре от 16 до 20° С и 3 самки при повышенной температуре 27—30° С.

Период между двумя кладками яиц при температуре 16—20° С исчисляется 3—4 днями и лишь изредка 2 днями, в то время как при температуре 27—30° С этот срок не превышает 1—2 дней. Средний период между двумя последовательными кладками у циклопов, содержащихся при пониженной температуре, равен 3,4 дня, а у содержащихся при повышенной температуре — 1,25 дня[1].

В тех случаях, когда период размножения самки захватывал более длительное время, мы имели возможность проследить за изменением темпа откладки яиц одной и той же самкой при изменении температуры наружной среды, так как последние кладки проходили при температуре, существенно отличавшейся от температуры первых кладок. На рис. 1 представлены индивидуальные кривые темпа откладки яиц тремя такими самками.

Синхронность температурной кривой и кривых темпа откладки яиц,

---

[1] Попутно мы можем отметить, что по нашим наблюдениям другой вид — C. diaphanus,— отличающийся в тех же условиях более высокой частотой откладки яиц, обнаруживает такое же соотношение темпов откладки яиц при разной температуре: период между двумя последовательными кладками равен 0,9 дня при повышенной температуре и 2,3 дня при пониженной.

которую мы видим на рисунке, отражает тесную зависимость последнего от температуры окружающей среды.

Пользуясь регистрацией откладки яиц многими самками C. serrulatus, позволяющей установить период между двумя следующими одна за другой кладками у всех подопытных самок, мы вычертили на основе средних данных кривую зависимости откладки яиц от температуры (рис. 2).

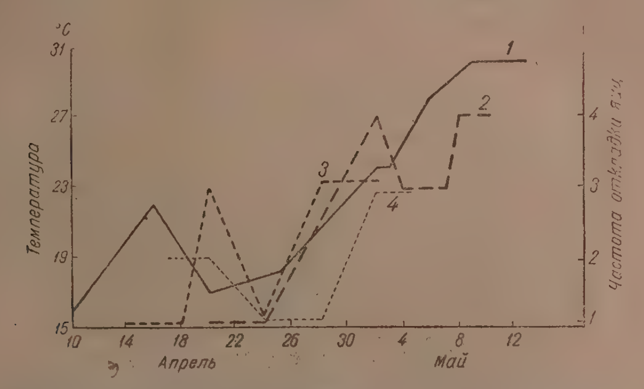


Рис. 1. Темп откладки яиц тремя самками Cyclops serrulatus при меняющейся температуре. *1* — температура, *2* — самка № 4/2, *3* — самка № 4/1, *4* — самка № 4/4. На оси абсцисс — даты откладки яиц; на оси ординат: 1) средняя дневная температура в градусах Цельсия для температурной кривой: 2) частота откладки яиц

И здесь обнаруживается та же зависимость размножения от температуры. По мере того как средняя дневная температура поднималась с 16° C в начале эксперимента до 30° C, темп откладки яиц (принимая за

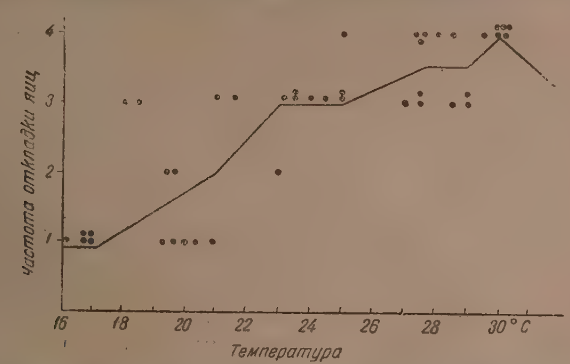


Рис. 2. Темп откладки яиц C. serrulatus при различной температуре. На оси абцисс — средняя дневная температура; на оси ординат — частота откладки яиц; точки — отдельные кладки разных самок

единицу темп откладки яиц при 16° C) возрастал от одного до четырех, что соответствует сокращению периода между двумя кладками с четырех до одного дня.

Резкое падение кривой за пределами 31° C связано с оптимумом и максимумом температуры и обсуждается ниже.

Е. Вальтер [17] приводит даты откладки яиц несколькими самками C. viridis с указанием температуры наружной среды. Пользуясь этими данными, мы вычислили частоту откладки яиц при различной темпера-

туре и вычертили на этой основе кривую, которая показала, что темп откладки яиц у C. viridis находится в такой же прямой зависимости от температуры, как и у C. serrulatus.

Все приведенные данные показывают, что по мере повышения температуры наружной среды сокращается период между двумя последовательными кладками яиц у C. serrulatus; иначе говоря, темп откладки яиц циклопами (характеризующийся величиной, обратной периоду между кладками) находится в прямой зависимости от температуры наружной среды.

Скорость эмбрионального развития

Период между двумя кладками яиц распадается на: 1) время, необходимое для развития отложенных яиц, представляющее в основном эмбриональный период развития циклопа, и 2) интервал между вылуплением науплиусов из этих яиц и следующей кладкой. За счет чего же достигается сокращение периода между кладками при отмеченном выше повышении темпа размножения циклопа: за счет ли сокращения срока эмбрионального развития, за счет ли укорочения интервала между вылуплением науплиусов и следующей кладкой яиц или за счет того и другого? Анализ полученного материала дает ответ на этот вопрос.

По утрам, просматривая культуру, мы всегда находили вновь отложенные яйца там, где в течение ночи произошло вылупление науплиусов из предыдущей кладки[1]; следовательно, интервал между вылуплением и следующей кладкой во всяком случае меньше суток. Более того, в тех случаях, когда путем более частого просмотра культуры (приблизительно через каждый час) нам удавалось непосредственно проследить за вылуплением науплиусов и точно фиксировать момент откладки новых яиц, интервал между этими двумя процессами не превышал 4 часов. Уже этого одного обстоятельства достаточно, чтобы заключить, что у C. serrulatus интервал между вылуплением науплиусов и следующей кладкой яиц не может служить источником сокращения периода между двумя кладками при повышении темпа размножения; тем более, что даже в пределах небольших колебаний этого интервала не наблюдается никакой зависимости между его длительностью и температурой наружной среды. Мы встречаемся здесь с особенностью в размножении, свойственной C. serrulatus, которую мы отметили выше: откладка яиц происходит почти вслед за вылуплением науплиусов из предыдущей кладки.

Остается предположить, что повышение темпа размножения возможно почти исключительно за счет ускорения эмбрионального развития циклопа. Если это допущение верно, мы должны ожидать полного соответствия между изменениями длительности эмбрионального развития и изменениями темпа откладки яиц циклопом под влиянием изменяющейся температуры. Наш материал это полностью подтверждает. Мы определили время, необходимое на эмбриональное развитие каждой из 44 кладок при различной температуре; величина, обратная длительности эмбрионального развития, представляет скорость эмбрионального развития; изменения последней под влиянием температуры показаны на рис. 3.

По нескольким кладкам при одной и той же температуре мы вычислили среднюю скорость эмбрионального развития; этим средним величинам соответствуют на рис. 3 столбики, в овале указано количество вариант для каждой средней величины.

---

[1] Лишь в трех случаях яйца были отложены на другой день после вылупления науплиусов.

Выступает такая же прямая зависимость скорости эмбрионального развития от температуры, какая была выше отмечена для темпа размножения. По мере того, как температура поднимается с 16° С в начале эксперимента до 30° С в конце его, скорость эмбрионального развития повышается с одного до четырех, что соответствует сокращению срока эмбрионального развития с четырех дней до одного дня. Более того, временным понижениям температуры в ходе эксперимента соответствуют такие же снижения скорости развития эмбрионов циклопа.

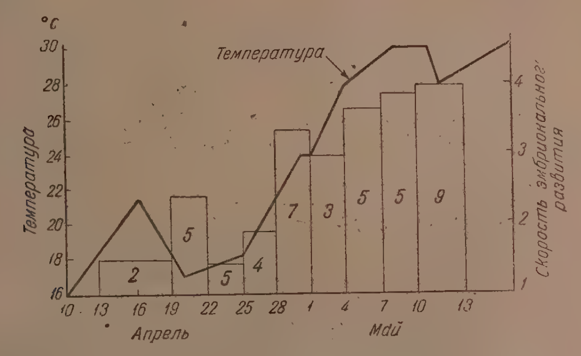


Рис. 3. Скорость эмбрионального развития C. serrulatus при различной температуре. Абсцисса — время; ордината — 1) средняя дневная температура для температурной кривой; 2) скорость эмбрионального развития; кривая — ход изменения температуры; столбики — средняя скорость эмбрионального развития циклопов нескольких кладок для определенной температуры; цифра в овале — количество вариант по каждой средней

Оптимум и пессимум в размножении

Оказалось технически затруднительным выяснить влияние температуры на среднюю численность яиц на одну кладку. Подсчет яиц в яйцевых мешках циклопов производился под микроскопом, для чего самка прижималась покровным стеклом. При этой операции циклоп повреждается, а при повторении опытов — погибает. Эти соображения заставили нас предпочесть счету яиц в мешках подсчет науплиусов.

С заменой по методическим соображениям подсчета численности яиц подсчетом количества личинок при определении плодовитости вида мы встречаемся нередко [10]. Подобная замена допустима, если процент

Таблица 1

Отношение количества науплиусов к числу отложенных яиц у C. serrulatus

№ самки	Дата вылупления	№ кладки у данной особи	Количество: отложенных яиц	Количество: вылупившихся науплиусов
4/1	17.IV	2	ок. 40	40
4/1	2.V	8	40	32
4/4	17.IV	1	36	20
4/8	7.V	3	40	34
4/8	8.V	4	40	34
4/8	9.V	5	30	26
4/9	13.V	5	17	16
4/10	8.V	2	23	23
4/13	4.VI	2	18	15
Всего			284	240
Процент вылупления				84

вылупления личинок из яиц достаточно высок и не сильно колеблется по отдельным кладкам. Именно с таким положением мы встречаемся у C. serrulatus, как мы это установили подсчетом количества отложенных яиц и вылупившихся из них науплиусов (табл. 1).

Яйца, из которых науплиусы не вылупились, остаются в яйцевых мешках; вместе с опустевшими мешками они падают на дно стаканчика, где вскоре резорбируются. Имеются указания, что и у других циклопов вылупление из яиц происходит не полностью (Зеликман [14] для C. viridis, C. diaphanus, C. varicans, Вальтер [17] для C. viridis).

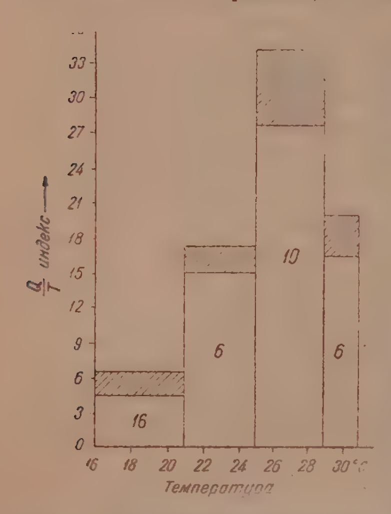


Рис. 4. Интенсивность размножения C. serrulatus при различной температуре. Абсцисса — средняя дневная температура в C°; ордината — Q/T - индекс, т. е. количество науплиусов на одну самку в день; заштрихованная часть — среднее уклонение, цифра в столбике — количество вариант

Численность помета колеблется в широких пределах в зависимости от температуры и целого ряда других условий; как-то пища, возраст самки и др. Более четко эта зависимость выступает при отнесении численности помета к периоду между вылуплением данного помета и предшествующего. Обозначив через Q численность отдельного помета по количеству вылупившихся науплиусов из яиц одной кладки, а через T—время, прошедшее от предыдущего вылупления, получим Q/T-индекс, характеризующий интенсивность размножения циклопа в разных условиях. Суммированием всех пометов одной самки за период, в течение которого внешние условия остаются более или менее стабильными, и отнесением этой суммы к указанному отрезку времени мы определяем Q/T-индекс за данный отрезок времени, т. е. количество науплиусов одной самки, приходящееся в среднем на один день в определенных условиях внешней среды. Эти данные приведены в табл. 2.

С повышением температуры иидекс, характеризующий интенсивность размножения C. serrulatus, возрастает. Выясняется при этом, что между 24 и 29°C лежит оптимум средней дневной температуры для размножения этого циклопа (см. рис. 4). При температуре выше 31° нам не удалось добиться размножения циклопа; отложенные яйца большей частью не развиваются, а вылупляющиеся науплиусы тотчас же гибнут.

Таблица 2

Интенсивность размножения C. serrulatus при различной температуре

Средняя дневная температура в °C	Количество пометов	Q/T-индекс количество науплиусов на 1 самку в день	Среднее уклонение
16–21	16	4,5	±2
21–24	6	15	±2,8
24–29	10	28	±6,2
29–31	6	16	±3,7

Точно так же и темп откладки яиц, как мы это выше видели на рис. 2, достигает своего максимума при температуре, приближающейся к 30° C, после чего кривая резко падает.

При температуре ниже 16° C мы также не наблюдали размножения.

Вторая серия опытов

В сходных условиях была поставлена, также в Ашхабаде, вторая серия опытов по изучению действия температурного фактора на плодовитость C. serrulatus. Циклопы содержались в подвальном помещении, температура регистрировалась в утренние (9 час.) и дневные (14 час.) часы.

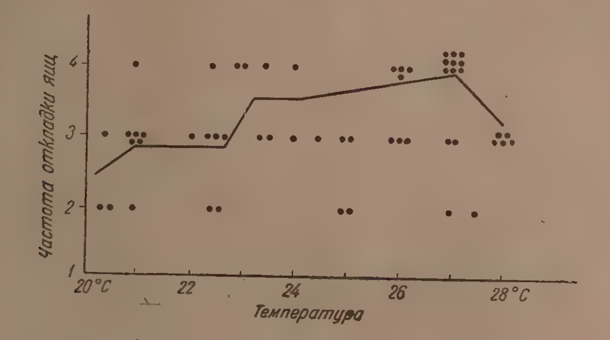


Рис. 5. Темп откладки яиц C. serrulatus при различной температуре (проверочный опыт). Абсцисса — средняя дневная температура в градусах Цельсия; ордината — частота откладки яиц; точками обозначены отдельные кладки разных самок

Условия данной серии опытов таковы: 1) по сравнению с основной серией опытов температура данной серии колебалась в меньших пределах: первая серия — между 16 и 30° С, вторая серия — между 20 и

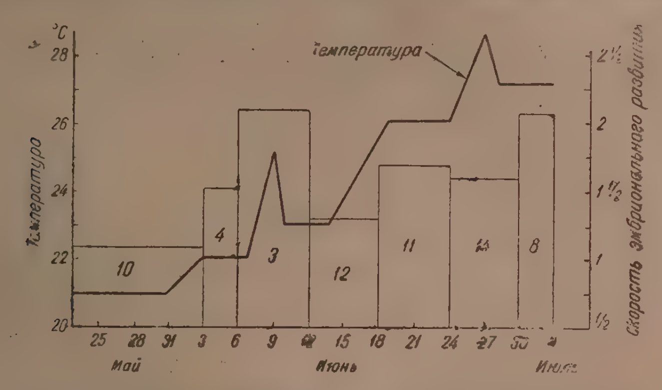


Рис. 6. Скорость эмбрионального развития C. serrulatus при различной температуре (проверочный опыт). Абсцисса — время; ордината — 1) средняя дневная температура в С° для температурной кривой; 2) скорость эмбрионального развития. Кривая — ход изменения температуры; столбиками обозначена средняя скорость эмбрионального развития циклопов нескольких кладок для определенной температуры; цифра в овале — количество вариант по каждой средней

29° С; 2) суточные колебания температуры во второй серии еще меньше, чем в первой серии; 3) сходство условий обеих серий выражается в неуклонном повышении температуры с течением времени с той лишь разницей, что во второй серии это повышение шло более плавно; в первой серии за 35—40 дней температура поднялась на 15° С, во второй серии за 45—58 дней — лишь на 9° С.

В остальном, что касается материала, методики культивирования циклопов, методов наблюдения и определения плодовитости и отдельных факторов, ее определяющих, эти опыты полностью повторяют основную серию опытов.

Результаты данной серии опытов полностью совпадают с предыдущими.

Темп откладки яиц циклопами, как и в основном опыте, нарастает с повышением температуры. По мере того, как температура наружной среды поднялась с 20° С в начале эксперимента до 28° С в конце его, темп откладки яиц повысился с двух до четырех. Однако максимум достигнут при температуре несколько более низкой, а именно — около 27° С (рис. 5).

Скорость эмбрионального развития возрастает по мере повышения температуры до известных пределов (до 27° С); кроме того, временным понижениям температуры соответствуют замедления в скорости эмбрионального развития (рис. 6).

Наконец, подтверждается также правильность вывода о прямой зависимости интенсивности размножения от температуры. Q/T-индекс наиболее низкий при температуре 20—23° С; при более высокой температуре индекс выше. Оптимальная температура лежит в пределах 26—27° С.

Проверочные опыты

Описанные здесь эксперименты (особенно первая серия) проведены в условиях, приближающихся к естественной обстановке жизни подопытного животного. В этом имеются свои преимущества, но вместе с тем подобные исследования не лишены некоторых недостатков, связанных с тем, что в них не удается полностью устранить различия в прочих факторах среды, помимо выбранных в эксперименте. Наряду с тем, что в наших опытах менялась температура, возможно имели место также изменения в освещении, питании и т. п. Для проверки роли температурного фактора в размножении циклопов мы поставили серию опытов с использованием политермостата. Опыты проведены в Москве на циклопах того же вида, собранных в одном из московских прудов.

Циклопы содержались одновременно при температуре 13, 15, 17, 20 и 23° С в политермостате. Таким образом, все условия, кроме температуры, для всех сравниваемых культур были вполне однородными.

Частота откладки яиц подсчитана на 238 кладках от 46 самок и результаты приведены в табл. 3.

Таблица 3

Темп откладки яиц C. serrulatus при различной температуре в политермостате

Температура в °С	Количество самок	Количество кладок яиц (пометов)	Средний период между двумя кладками (в днях)	Среднее уклонение	Частота откладки яиц
13	6	27	4,1	0,14	1
15	12	53	3,3	0,14	1,2
17	8	37	2,5	0,17	1,6
20	10	67	2,1	0,16	2
23	10	54	1,6	0,16	2,6

Мы получили таким образом полное подтверждение приведенных выше результатов. Как и в основной серии опытов, темп откладки яиц (частота) возрастает с повышением температуры.

Точно так же полностью сохраняется зависимость интенсивности размножения от температуры. Нам удалось уточнить методику счета яиц в яйцевых мешках настолько, что мы получили возможность подсчитать большое количество яиц. Было подсчитано 8475 яиц в 210 кладках (табл. 4).

Таблица 4

Интенсивность размножения C. serrulatus при различной температуре в политермостате

Температура в °C	Число кладок	Количество подсчитанных яиц	Q/T-индекс (количество яиц на 1 самку в день)	Среднее уклонение
13	28	1270	11,2	2
15	48	2012	12,8	1,8
17	38	1489	15,6	2,5
20	60	2248	17,9	2,04
23	36	1456	23,1	3,1
	210	8475	—	—

Интенсивность размножения циклопов при мало отличающихся температурах недостаточно дифференцирована. Однако крайние серии существенно различаются, а прямая зависимость интенсивности размножения от температуры выступает достаточно отчетливо.

Обсуждение полученных результатов

Методика культивирования циклопов, изложенная в начале настоящей работы, подверглась испытанию на протяжении всего эксперимента, успешный ход которого позволяет заключить, что C. serrulatus, как и более крупные формы рода Cyclops, с успехом можно длительно культивировать в лабораторных условиях. Это обстоятельство может оказаться полезным как для изучения различных сторон процесса размножения данного организма, так и для использования его в качестве объекта при решении различных задач, требующих экспериментирования с массовой и легко размножающейся культурой.

Что касается собственно экспериментального материала, то следует подчеркнуть вытекающее из проведенной работы общее заключение: размножение C. serrulatus, а также повидимому и многих других циклопов, находится в тесной зависимости от температуры; чем выше

Таблица 5

Сравнение темпа откладки яиц при 18° и 30° C

При 18° C			При 30° C		
№ самки	№ помета	Время, прошедшее от предыдущей кладки (в днях)	№ самки	№ помета	Время, прошедшее от предыдущей кладки (в днях)
4/1	2	4	4/2	9	2
4/1	4	2	4/2	10	1
4/1	5	4	4/2	11	1
4/2	2	4	4/8	3	2
4/2	3	4	4/8	4	1
4/4	2	3	4,8	5	1
4/4	3	4	4/9	6	1
4/5	3	2	4/9	7	1
4/7	3	4	4/10	2	2
			4/10	3	2
Средняя		3,44	Средняя		1,4

температура окружающей среды, тем выше темп откладки яиц, тем быстрее протекает эмбриональное развитие и тем выше общая интенсивность размножения (т. е. больше яиц или науплиусов приходится на одну самку на один день размножения). Собранный материал позволяет количественно выразить зависимость между скоростью процесса размножения циклопа и температурой. Всего удобнее это достигается исчислением температурного коэффициента по Вант-Гоффу, для чего воспользуемся табл. 5.

Средняя длительность периода между двумя кладками при температуре 18° С составляет 3,44 дня, а при 30° С — 1,4 дня.

Продолжительность эмбрионального развития каждой кладки, как мы выше видели, у данного вида совпадает с периодом между смежными кладками и также будет равна в среднем 3,44 дня для 18° С и 1,4 дня для 30° С, а средняя скорость его, как величина обратная, будет соответственно равна $\frac{100}{344}$ и $\frac{10}{14}$.

В таком случае, пользуясь формулой $Q_{10} = \frac{kt_2}{kt_1} \cdot \frac{10}{t_2 - t_1}$, получим, что ускорение процесса эмбрионального развития C. serrulatus при повышении температуры на 10° С — $Q_{10} = 2{,}05$.

Как видно, температурный коэффициент эмбрионального развития циклопа лежит в пределах, характеризующих большинство биологических, в частности физиологических процессов. Совпадение значения этого коэффициента для изучения явлений размножения циклопа с значением его, полученным для многих других процессов и на других формах, представляет несомненный интерес и может быть использовано при дальнейшем изучении различных явлений, связанных с размножением циклопов.

Таблица 6

Зависимость эмбрионального развития C. viridis от температуры (по данным Е. Вальтер)

Температура в° С	Длительность эмбрионального развития (в днях)
1	14
1,5	13
3	10
3,5—4	9
5	8
6,5—7	7
12	5
13	6
15—15,5	4
19—22	3
23	2

Если в обсуждении скорости эмбрионального развития ограничиться данными, относящимися к одному только виду C. serrulatus, можно думать, что самостоятельное рассмотрение влияния температуры на эмбриональное развитие циклопа излишне. Как уже указывалось выше, длительность развития каждой отдельной кладки совпадает у C. serrulatus с периодом между кладками, и, следовательно, изученную ранее зависимость темпа откладки яиц от температуры следует распространить без специального анализа и на скорость эмбрионального развития. Дело, однако, заключается в том, что сформулированная выше зависимость эмбрионального развития циклопа от температуры наружной среды имеет общий характер и распространяется на виды, у которых, в отличие от C. serrulatus, длительность эмбрионального развития отдельных кладок не совпадает с периодом между кладками.

Мы можем сослаться на хорошо изученные отношения у C. viridis в работе Е. Вальтер [17], где интервал между двумя кладками колеблется между 7 и 60 днями, а эмбриональное развитие длится от 2 до 14 дней. А между тем, скорость эмбрионального развития C. viridis также находится в прямой зависимости от температуры, что ясно видно из табл. 6, составленной нами по данным регистрации наблюдений указанного автора.

При анализе зависимости размножения циклопов от температуры обращает на себя внимание полный параллелизм между скоростью эмбрионального развития и темпом откладки яиц. Параллелизм этих двух явлений вытекает уже из того, что каждое из них изменяется соответственно изменению температуры: темп размножения и скорость эмбрионального развития с повышением температуры также повышаются. При повышенной температуре скорость развития и темп размножения могут протекать в 3—4 раза быстрее и тем не менее соотношение во времени между вылуплением науплиусов и следующей кладкой яиц не нарушается: новая кладка следует не ранее вылупления науплиусов из предыдущей кладки и не отстает от него. В ряде случаев мы проследили за интервалом между вылуплением науплиусов и моментом следующей кладки с точностью до одного часа; при этом длительность эмбрионального развития была самой различной — от 1 до 4 суток (табл. 7).

Таблица 7

Интервал между вылуплением науплиусов и следующей кладкой яиц при различной длительности эмбрионального развития у C. serrulatus

№ самки	№ помета	Дата вылупления	Длительность эмбрионального развития в сутках	Интервал между вылуплением и следующей кладкой
4/2	7	3.V	2	Ок. 3 час.
4/2	10	7.V	1	1 ч. 35 мин.
4/4	7	7.V	1	3 часа
4/7	3	28.IV	4	2 »
4/8	1	4.V	2	Ок. 4 час.
4/8	4	8 V	1	1 час
4/12	3	29.V	2	2 часа
4/22	3	19.V	1	1 час

Эмбриональное развитие C. serrulatus, как видно из табл. 7, колеблется от 1 до 4 суток, а новая кладка яиц во всех случаях идет почти вслед (через 1—4 часа) за вылуплением науплиусов из предыдущей кладки.

Причину отмеченной здесь зависимости можно было бы предположить в наличии непосредственной связи между яйцами в половых путях самки в процессе их созревания и развивающимися в мешках эмбрионами. Нельзя отрицать (хотя это мало вероятно) возможности проникновения из яйцевых мешков в половые пути самки некоторых продуктов жизнедеятельности эмбрионов, тормозящих созревание яиц, или, наоборот, от самки в яйцевые мешки. Последнее предположение мы проверили наблюдениями за развитием изолированных яиц циклопов. Возможность развития яиц в изолированных яйцевых мешках проверена несколькими авторами. Дитрих (8), Вальтер (17) и др. при отделении яйцевых мешков у циклопов получали хорошие результаты, но мы не находим у них указаний на сравнение развития яиц в изолированных мешках и в мешках, остающихся во все время развития яиц на теле самки. Мы изолировали яйцевые мешки у нескольких самок C. serrulatus, а также C. viridis, C. varicans и никаких отклонений в скорости развития этих яиц не обнаружили.

Возможность обратного влияния — развивающихся в мешках эмбрионов на половые пути самки — мы проверили на том же материале и пришли к отрицательному выводу; удаление мешков по их сформировании не изменяет периода времени, протекающего до следующей кладки.

Мы вправе отсюда заключить, что нет оснований искать биохимических или вообще непосредственных физиологических зависимостей

между процессом созревания яиц в половых путях самки и развитием яиц в яйцевых мешках. С большим правом мы можем предположить, что эти два относительно независимых процесса адаптированы к одному и тому же жизненно важному фактору — температуре окружающей среды — и поэтому связь их представляет собой биологическую координацию по Шмальгаузену [20].

Выводы

1. Экспериментальным изучением роли температуры в размножении Cyclops serrulatus установлена прямая зависимость от температуры окружающей среды некоторых факторов плодовитости циклопов: темпа откладки яиц, скорости эмбрионального развития и интенсивности размножения.

2. При повышении температуры с 16 до 30° С темп откладки яиц (на основании средних данных о размножении многих самок при различной температуре) возрастает от одного до четырех (за единицу принимаем темп откладки яиц при 16° С), что соответствует сокращению периода между двумя смежными кладками с четырех дней до одного дня.

3. Повышение темпа откладки яиц достигается за счет сокращения срока развития отложенных яиц; при низкой температуре (16—20° С) эмбриональное развитие продолжается четыре-три дня, при средней (20—25° С) — два дня, а при более высокой температуре (26—30° С) эмбриональный период сокращается до одного дня.

4. Численность помета подвержена значительным колебаниям в зависимости от ряда условий (пища, возраст самки), в частности от температуры окружающей среды. Интенсивность размножения, выраженная через *Q/T*-индекс, т. е. среднее количество вылупляющихся науплиусов на одну самку в день, возрастает соответственно повышению температуры; при температуре выше 29° индекс снижается.

Температурный оптимум для размножения C. serrulatus лежит между 24—29° С; область пессимума — 16—18° С и 30—32° С.

5. Высокая температура (32—33° С) действует крайне неблагоприятно на размножение C. serrulatus. Многие яйца не развиваются, появляющиеся науплиусы почти тотчас же гибнут.

6. Вычисленный (по Вант-Гоффу) температурный коэффициент для размножения циклопов лежит в пределах, соответствующих многим биологическим явлениям, а именно: для темпа откладки яиц и скорости эмбрионального развития C. serrulatus при средних температурах Q_{10} равно 2,05.

7. Обнаружена корреляция между темпом откладки яиц и скоростью развития яиц в яйцевых мешках C. serrulatus. При сокращении срока эмбрионального развития в 3—4 раза соответственно сдвигается следующая кладка яиц так, что во всех случаях тотчас же за вылуплением науплиусов (через 1—4 часа) вновь откладываются яйца. Нормальный ход развития яиц не нарушается изолированием их от самки, а, с другой стороны, удаление яйцевых мешков не влияет на темп откладки яиц. Отмеченную связь между двумя процессами — откладка яиц и развитие яиц — следует рассматривать как биологическую координацию по И. И. Шмальгаузену.

Литература

1. Alpatov W. W., Egg production in Drosophila melanogaster and some factors which influence it, Journ. Exper. Zool., vol. 63, 1932.—2. Alverdes F., Die Vererbung von Abnormitäten bei Cyclops, Ztschr. f. ind., Abstam- u. Vererbungsl., Bd. XXIV, 1921.—3. Амелина Л. Г., Личинки пресноводных Cyclopidae (Copepoda), Тр. Кос. биол. ст., вып. 5, 1927.—4. Burckhardt A., Die Ernährunsgrundlagen der Copepodenschwärme der Niederalbe, Intern. Revue der ges. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. 32, 1935.—

5. Burckhardt G., Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstättersees Mitt. Naturf., Gesellsch., Luzern, H. 3, 1900.—6. Coker R. E., Influence of temperature on form of the freshwater Copepoda, Intern. Rev. d. Hydrob., Bd. 30, 1934.—7. Дзюбан Н. А., Новые данные о питании некоторых Cyclopidae, Труды Мосрыбвтуза, вып. 2, 1939.—8. Dietrich W., Die Metamorphose der freilebenden Süsswassercopepoden. I. Die Nauplien und das erste Copepodit. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 113, 1915.—9. Krogh A., Über die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung d. Wassertiere, Ztschr. f. vergleich. Physiol., Bd. 112, 1930.—10. Лаврехин Ф. А., Плодовитость амбарных долгоносиков и факторы среды, ее определяющие, Уч. Зап. МГУ, т. 20, Зоология, 1939.—11. Lela Evers A., Propagation and rate of reproduction of some freshwater Copepoda, Transact. of the Amer. micr. soc., vol. LV, 1936.—12. Lohmann H., Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meere, Verhdl. d. deutsch. Zool. Ges., 19. Vers., 1909.—13. Pütter A., Die Ernährung d. Copepoden, Arch. f. Hydrob., Bd. 15, 1925.—14. Зеликман А. Л., Материалы по плодовитости некоторых пресноводных циклопов (рукопись). 1943.—15. Timofeeff-Ressovsky N. B., Über geographische Temperaturrassen bei Drosophila funebris, Arch. f. Naturgesch., Bd. 4, H. 2, 1940.—16. Wagler E., Zucht von Krebsen und Würmern, Handb. d. biol. Arbeitsmethd., Abt. IX, Teil 2, H. 2.—17. Walter E., Über die Lebensdauer der freilebenden Süsswassercyclopiden und andere Fragen ihrer Biologie, Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 44, 1922.—18. Wolf E., Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden, Zool. Jahrb., Syst,, Bd. 22, 1905.—19. Ziegelmayer W., Metamorphose und Wachstum der Cyclopiden, Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 126, 1925.—20. Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, 1940.

FECUNDITY IN CYCLOPS SERRULATUS FISCHER AND ITS RELATION TO TEMPERATURES

A. ZELIKMAN

Zoological Institute of the M. V. Lomonossoff State University, Moscow

Summary

The influence of temperature upon the propagation of fresh-water cyclops has been studied experimentally; the material consisted mainly of Cyclops serrulatus Fisher and partly of C. viridis Jurine. Some of the factors of fecundity have been found to be dependent on temperature; among these are: the tempo of oviposition, the rate of embryonic development and the intensity of propagation.

The tempo of oviposition, i. e. the number of ovipositions per unit time, is found to be directly related to the temperature of the surrounding medium. According as the temperature rises from 16°C up to 30°C, the rate of oviposition increases, i. e. the interval between two depositions is reduced from 4 days to 1 day.

The increase in the tempo of oviposition takes place at the expense of the period of development of the eggs deposited, which becomes shorter. At low temperatures (16—20° C) the embryonic development lasts 4—3 days, at a medium temperature (20—25° C)—2 days, whereas at still higher temperatures (26—30° C) the embryonic period is reduced to a single day.

The number of the eggs deposited is also subject to considerable variation depending on temperature and some other conditions (food, age of the female). The number of eggs deposited at once increases with temperature within a range of 16—29° C.

The temperature-optimum for the propagation of C. serrulatus falls within 24—29°C; the pessimum corresponds to 16—18° C and 30—31° C. The propagation of C. serrulatus is badly affected by high temperatures ranging within 32—33° C.

According to Vant Hoff, the temperature-coefficient of the propagation of cyclops fits within a range corresponding to many other biological phenomena; thus, for the tempo of oviposition and for the rate of

embryonic development of C. serrulatus at medium temperatures, Q_{10} is equal to 2.05.

A correlation has been found to exist between the tempo of oviposition and the rate of egg development in the egg-sacks. A threefold or fourfold reduction of the period of embryonic development is accompanied by a shift in the term of the next egg-deposition, so that the hatching of the cyclops is almost directly followed by a new deposition of eggs (after some 1—4 hours).

If the eggs are isolated from the female this does not disturb the course of their normal development; on the other hand, a removal of the egg-sacks does not affect the rate of oviposition. The relation between the two processes — oviposition and egg-development — should be interpreted as a biological co-ordination in the sense attributed to it by I. I. Schmalhausen; it is left scarcely any room for doubt that those two relatively independent processes are adapted to one and the same vitally important factor, viz. to the temperature of the environment.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

О МЕТОДИКЕ ФУНКЦИОНАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ГЛОТОЧНОГО АППАРАТА КОСТИСТЫХ РЫБ

А. П. АНДРИЯШЕВ

Зоологический институт АН СССР (Дир. – акад. Е. Н. Павловский)

Глоточные зубы костистых рыб (ossa epipharyngealia et hypopharyngealia) представляют собой весьма совершенный и специализированный аппарат, морфологически связанный с системой жаберных дуг и играющий значительную роль в заглатывании и первоначальной обработке пищи во рту.

Глоточным зубам посвящена весьма обширная литература, однако как работы прошлого века [13, 18, 10, 19, 8, 16 и др.], так и более современные исследования [17, 5, 9, 11, 15, 20 и др.] [1] носят почти исключительно описательно-морфологический или эмбриологический характер. Материалом для этих исследований обычно служили фиксированные сборы рыб, и обработка их велась в разрезе разрешения проблем сравнительной анатомии и филогении. Естественно поэтому, что вопросы функции глоточного аппарата разработаны еще крайне слабо, а большинство высказываний по этому предмету носит умозрительный характер и обычно лишено достоверности.

Одна из первых попыток непосредственного изучения функции глоточного аппарата принадлежит Л. Берге ((L. van den Berghe [6, 7]), но ему не удалось наблюдать закономерных движений глоточных зубов, и он лишь констатировал наличие движения в жаберно-глоточном аппарате вообще в связи с сильным и дифференцированным развитием мускулатуры. Значительно дальше пошли в этом направлении физиологи Ледебур и Вундер (Ledebur u. Wunder [12]), которые на вскрытом экземпляре сома (Silurus glanis L.) констатировали закономерные движения глоточного аппарата и объяснили их адаптивный смысл. Они же детально разобрали скелет и мускулатуру глоточного аппарата, точно доказав наличие тонического сокращения основного ретрактора (m. retractor arcus branchialis dorsalis).

Однако, основываясь на изучении лишь одного вида, авторы пришли к совершенно ложному выводу об ограниченности функции глоточного аппарата, которому они приписывают лишь роль удержания добычи и проталкивания ее в глотку.

Функционально-морфологическое исследование глоточного аппарата проводилось нами на Севастопольской биологической станции Академии Наук СССР (1939—1941) как часть большой работы по изучению адаптаций к питанию у рыб. По функционально-морфологической характеристике глоточного аппарата в нашем распоряжении имеется довольно значительный сравнительный материал по 30 видам черноморских рыб, охватывающий самые различные по питанию типы рыб — от хищных до растительноядных.

После обработки полученных материалов удалось установить, что функция глоточного аппарата у рыб значительно сложнее и разнообразнее, чем это предполагали Ледебур и Вундер, тесно связана с биологией питания рыб и обнаруживает ряд замечательных приспособлений, тонко координированных с функцией и строением всего жаберно-челюстного комплекса.

Методика исследований

Работа и устройство глоточного аппарата костистых рыб неразрывно связаны со строением всего комплекса органов ротовой полости, поэтому в излагаемом ниже

[1] Особенно велика литература по глоточным зубам карповых рыб, которых мы здесь не касаемся.

материале дана также и беглая характеристика челюстного и жаберного аппарата. Не имея специальной задачи детального анатомического анализа этих органов, мы обратили внимание лишь на основные структуры адаптивного порядка, которые так или иначе связаны с работой глоточного аппарата — рот (величина, положение), подвижность сочленения челюстей, выдвижение верхней челюсти, способы увеличения жаберно-ротовой полости, развитие дыхательных перепонок, характер зубов на челюстях, сошнике, небных и языке, тип жаберного фильтра и его вооружение и т. д. При описании глоточного аппарата обращено внимание на число верхнеглоточных площадок и характер сочленения их между собой и с epibranchialia, вооружение epipharyngealia и их размеры, форму, сочленение и вооружение нижнеглоточных зубов, а также на характер самой глотки (ширина, складчатость, мускулистость стенок) и т. д. В ходе работы была разработана особая схема измерений, позволившая не только количественно охарактеризовать относительные размеры глоточных зубов, но и измерить пределы их движения по продольной и поперечно-горизонтальной оси тела (рис. 1). Исследовались: 1. Длина верхнеглоточных площадок — рассгояние между передним краем первой epipharyngeale и задним краем последней, обычно третьей epipharyngeale (рис. 1, *a—b*). Измерение производится при нормальном положении eph при помощи циркуля-измерителя, как и все другие промеры, с точностью до 0,1 мм. 2. Ширина верхнеглоточных площадок — наибольшая ширина epipharyngeale (обычно средней, рис. 1, *c — d*). 3. Нормальный промежуток — расстояние между внутренними краями верхнеглоточных (средних) при их нормальном положении (рис. 1, *e — f*). 4, Максимальный промежуток — расстояние между внутренними краями верхнеглоточных в положении их крайнего раздвигания в стороны (рис. 1, *d — g*). Чтобы произвести это измерение, нужно упереть концы пинцета во внутренние края верхнеглоточных и, раздвинув их пинцетом до предела, допускаемого сочленениями и мускулатурой, измерить расстояние между ними циркулем-измерителем. 5. Продольный сдвиг — наибольшее расстояние, на которое верхнеглоточные могут двигаться вперед и назад (к глотке) по продольной оси тела. Для измерения этого весьма существенного расстояния циркулем-измерителем берутсятри величины: α (рис. 1, *v — h*) — расстояние от головки сошника до переднего края второй epipharyngeale (при нормальном положении), β (рис. 1, *v—i*) — то же измерение, но верхнеглоточные оттянуты в крайнее переднее положение (к заднему краю нёба), и γ (рис. 1, *v—k*) — то же расстояние, но верхнеглоточные оттянуты в крайнее заднее положение (оттянуты пинцетом до допускаемого предела назад к глотке). Из этих измерений можно получить три величины, характеризующие продольное движение верхнеглоточных: 1) общий продольный сдвиг верхнеглоточных (в % к длине головы) — $K = \frac{(\gamma - \beta)\,100}{c}\,\%$, где c — длина головы); 2) сдвиг верхнеглоточных вперед — $k_a = \frac{(\alpha - \beta)\,100}{c}\,\%$, и 3) сдвиг верхнеглоточных назад (к глотке) — $k_г = \frac{(\gamma - \alpha)\,100}{c}\,\%$. Естественно, что $k = k_a - k_г$. 6. Длина нижнеглоточных зубов — расстояние между передним краем hypopharyngeale и концом зубного ряда на ней (рис. 1, *l—m*). 7. Ширина глотки, характеризующаяся двумя величинами: а) горизонтальным растяжением глотки и б) вертикальным растяжением глотки. Измерения производятся следующим образом: концы пинцета вводятся в глоточное кольцо и разводятся в стороны (или вверх и вниз) до допустимого предела, после чего это расстояние измеряется циркулем-измерителем (обычно с точностью до 1 мм).

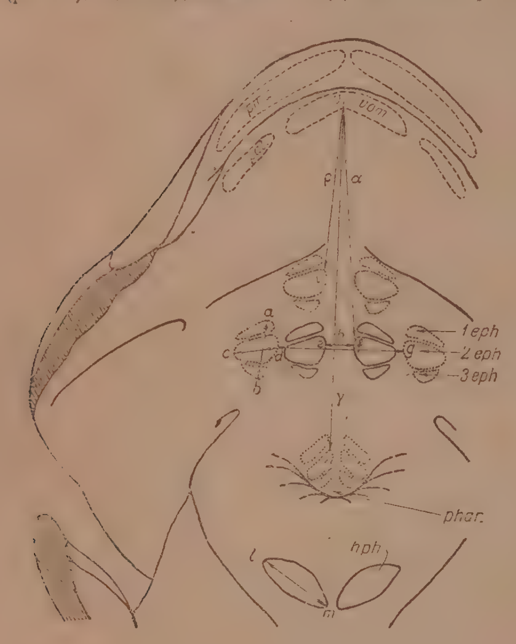


Рис. 1. Схема измерений глоточного аппарата (Scorpaena porcus)

Во избежание случайных ошибок большинство указанных измерений производилось дважды.

Первоначально можно было ожидать, что измерение таких признаков, как «максимальный промежуток» или «продольный сдвиг», лишено смысла из-за большой их вариации, так как они зависят от субъективного фактора[1] — силы сдвигания пинцетом верхнеглоточных в стороны или по продольной оси. Однако первые же измерения, проведенные на Scorpaena и других видах (мной и лаборантом О. Я. Слясиной), показали, что при соблюдении единообразной методики можно получить вполне доброкачественные данные, позволяющие количественно охарактеризовать пределы движения верхнеглоточных в различных направлениях, а следовательно, и провести сравнение по этому признаку между различными видами. Приведем для примера измерения глоточного аппарата двух видов — Scorpaena porcus (L.) (хищник) и Smaris smaris flexuosa (Raf.) (зоофаг) (см. таблицу).

№№ п/п	Наименование признаков (в % к длине головы)	Scorpaena (25 экз.)		Smaris (10 экз.)	
		Средняя	Пределы колебаний	Средняя	Пределы колебаний
1	Длина верхнеглоточных	14,1	13,0—15,3	14,6	14,0—14,8
2	Ширина верхнеглоточных	8,9	8,0—9,7	7,7	7,0—8,6
3	Максимальный промежуток	22,5	19,6—25,8	12,1	11,4—13,0
4	Продольный сдвиг (общий)	18,8	16,4—21,7	11,7	9,5—13,3
5	Длина нижнеглоточных	14,5	13,3—15,4	15,3	14,7—16,0
6	Ширина глотки (горизонтальная)	46,0	40,0—58,0	20,0	16,0—24,0

Из вышеприведенных измерений следует: 1) вариация взятых признаков не столь значительна, как можно было предполагать, 2) полученные цифры вполне могут служить для сравнения различных видов и 3) виды с различной биологией питания (хищник и зоофаг) хорошо различаются по пределам движения верхнеглоточных (максимальный промежуток и продольный сдвиг), а также шириной глотки. Адаптивный смысл полученных данных не вызывает сомнений.

Однако основной задачей работы было описать естественное движение глоточных зубов так, чтобы получить сравнительный материал по различным видам и выявить различные функциональные типы движения глоточного аппарата у разных по биологии питания групп рыб. Изучение функции глоточного аппарата велось как путем непосредственного наблюдения над движением глоточных зубов, так и косвенными методами. Остановимся коротко на этой методике.

1. Наблюдение над движением глоточных зубов через раскрытый рот у живой рыбы. Это возможно лишь у некоторых видов, в частности у хищников с очень большим ртом. Для этого у живой рыбы надо широко раскрыть рот, закрепить его в таком положении деревянной распоркой и прикосновением препаровальной иглы к глоточному кольцу, небу или глоточным зубам вызвать рефлекторное движение глоточного аппарата. В некоторых случаях удается наблюдать закономерное движение, но редко оно бывает полным. Нами этот способ применялся для некоторых крупных рыб, которых необходимо было оставить для других опытов.



Рис. 2. Глоточный аппарат Scorpaena porcus (общий вид вскрытого для наблюдений экземпляра)

2. Наблюдение после перерезки позвоночника и вскрытия ротовой полости — основной применявшийся способ. Живую рыбу нужно завернуть в полотенце, перерезать ножницами позвоночник сразу за черепом, после чего быстрым движением ножниц вскрыть бока головы от углов рта через жаберные крышки (в некоторых случаях приходится перерезать и жаберные дуги). После этого оперированную рыбу надо закрепить (спиной вниз) на восковом дне препаровальной ванночки, а нижнюю челюсть (с нижней частью головы) оттянуть назад, обнажив таким образом весь глоточный аппарат (рис. 2). Если теперь механическим путем (например, препаро-

[1] Все измерения производились на только что убитых рыбах, причем измеряющему всегда было довольно легко определить тот предел, до которого возможно естественное (определяемое сочленениями и мускулатурой) сдвигание глоточных площадок.

вальной иглой) раздражать небо, глоточное кольцо или глоточные зубы, то в результате безусловного рефлекса, глоточные зубы начинают производить серию закономерных движений. Эти движения, как это показала проверка косвенным методом, обычно соответствуют естественным движениям глоточного аппарата, производимым при заглатывании пищи. Движение происходит не у всех видов одинаково энергично и продолжительно. Легче всего наблюдать работу глоточного аппарата у хищных рыб: движения здесь энергичные, продолжительность их большая (до 10—15 минут после перерезки позвоночника и даже дольше), и цикл движения многократно повторяется. У некоторых видов (Atherina, Odontogadus, большинство видов сем. Gobiidae) продолжительность движения весьма мала (до 1—2 минут и меньше), так что у оперированного экземпляра удается наблюдать лишь 1—2 цикла (часто неполных), после чего движение совсем прекращается. У таких рыб лучшие результаты дает вскрытие ротовой полости без перерезки позвоночника.

Весьма интересный дополнительный материал для понимания функции глоточного аппарата, помимо прямого наблюдения, дают и некоторые косвенные способы, из которых отметим следующие.

3. Наблюдение над процессом заглатывания пищи, особенно у малоподвижных хищных рыб. Если наблюдать процесс заглатывания пищи (например тела саргана) каким-либо хищником (например ершом), то можно заметить следующее. Сперва, в результате мощного хватательного движения, с током воды, образовавшимся от резкого увеличения ротовой полости, сарган сразу наполовину исчезает в пасти ерша; через несколько секунд видно, как сарган начинает медленно и равномерно втягиваться в рот ерша. Через короткое время тело саргана останавливается; после небольшого интервала опять следует втягивание добычи в рот ерша. Таким образом, в несколько приемов весь сарган исчезает в пасти ерша, несмотря на то, что ерш сидит совершенно спокойно, не производя никаких резких глотательных движений. Этот процесс объясняется тем, что у ерша сильно развит продольный сдвиг верхнеглоточных зубов, которые и производят втягивание добычи в глотку.

4. Наблюдение над заглатыванием маркированной добычи. Для этого берется длинный кусок мяса (разрезанное вдоль туловища пикши или тело саргана) намеченный цветными нитками через каждые 10 мм. Наблюдение необходимо начать с того момента, когда маркированный кусок начнет втягиваться в рот работой глоточных зубов. Тогда, сопоставляя длину заглоченного куска с числом циклов движения глоточных, можно довольно точно определить, на какое расстояние маркированный кусок протягивается в глотку за один цикл движения глоточного аппарата. Сравнение этой цифры с величиной продольного сдвига (по измерениям) даст нам своего рода коэффициент полезного действия глоточных зубов, т. е. величину действительной работы верхнеглоточных зубов по сравнению с возможной, определяемой по измерению пределов движения на мертвых экземплярах.

5. Экспериментальное изучение функции глоточного аппарата путем перерезки у подопытных экземпляров различных групп мускулов глоточного аппарата, полного удаления глоточных площадок с зубами, перерезка палочковидного сочленения с первой epibranchiale и т. д. (операции производятся под наркозом, опыты — после восстановления нормального отношения рыбы к пище).

6. Анализ состояния пищи в желудке часто дает интересные дополнительные материалы о предварительной обработке пищи во рту, до ее попадания в пищеварительную систему (раздавленные моллюски и крабы, смятые ракообразные, измельченные водоросли и т. д.).

Описанная выше методика дала возможность разрешить две задачи — измерить пределы движения глоточных зубов и непосредственно наблюдать движение глоточного аппарата. Однако необходимо еще составить такое описание работы глоточного аппарата, которое дало бы возможность сравнить в этом отношении различные виды. Наилучшей документацией была бы макрокиносъемка типичного цикла движений у каждого вида. Но по техническим причинам осуществить ее не удалось, и пришлось итти по другому пути. Наблюдая движение глоточных зубов у различных видов, удалось установить, что глоточный аппарат, несмотря на различия его функции у разных рыб, имеет большое сходство в основных элементах движения. Это позволило выделить основные фазы движения глоточного аппарата и в дальнейшем вести сравнение между видами по различию в основных фазах движения. Полный цикл движений глоточного аппарата может быть расчленен на основные фазы движения по следующей схеме (Андрияшев, 1941).

I фаза (состояние покоя) — верхнеглоточные и нижнеглоточные площадки находятся в нормальном (исходном) положении.

II фаза (охват пищи) — верхнеглоточные расходятся в стороны,

часто втягиваясь при этом в кожу неба, для лучшего охвата добычи. Нижнеглоточные при этом опускаются вниз.

III фаза (основное движение) — верхнеглоточные производят движение, в основном направленное к глотке, которое способствует (в зависимости от функции) удержанию добычи, раздавливанию твердой пищи или проталкиванию ее в глотку. Нижнеглоточные в этой фазе обычно идут вверх к верхнеглоточным.

IV фаза (контрактурная пауза) — тоническое сокращение мышц, главным образом m. retractor arcus branchialis dorsalis, фиксирующее на некоторое время глоточные зубы в момент их крайнего оттягивания к глотке, после чего следует возвращение их в исходное положение (I фаза). Нижнеглоточные выходят из контрактурной паузы обычно раньше верхнеглоточных и производят «перехват» (новый захват) добычи. Следует подчеркнуть, что контрактурная пауза специфична только для хищных рыб.

При описании работы глоточных зубов приходится характеризовать некоторые их повороты, что требует разъяснения.

1. Поворот на внутреннее ребро (поворот внутрь) — верхнеглоточные поворачиваются друг к другу (вокруг продольной оси). Поворот возможен до 90° — при этом верхнеглоточные площадки поворачиваются друг к другу так, что их зубные поверхности взаимно параллельны; это будет полный поворот внутрь (особенно характерен для хищников, заглатывающих крупную добычу).

2. Поворот на наружное ребро (поворот наружу) — обратный предыдущему повороту; обычно он происходит лишь на малые углы, при которых внутренний край верхнеглоточной площадки опускается вниз и зубная поверхность немного поворачивается наружу к жаберному фильтру.

3. Поворот назад (к глотке) — верхнеглоточные поворачиваются вокруг горизонтально-поперечной оси так, что зубная поверхность их поворачивается назад к глотке. Полный поворот обычно не превышает 90°; при этом зубная поверхность становится перпендикулярно небу (наиболее характерен для зоофагов, заглатывающих мелкую пищу).

4. Разворот в плоскости неба — верхнеглоточные площадки, не меняя угла по отношению к плоскости неба, поворачиваются немного вокруг вертикально-поперечной оси одним концом наружу или внутрь. Бывают и более сложные повороты — сочетание поворота внутрь с поворотом назад, разворота в плоскости с поворотом назад и т. д.

В работе приняты сокращения: верхнеглоточные площадки — epipharyngealia (eph.) и нижнеглоточные — hypopharyngealia (hph.) Все измерения элементов глоточного аппарата выражены в процентах длины головы (c). В определении типа жаберного фильтра мы в основном следовали классификации Цандера (Zander [20]). Ниже изложен материал по функционально-морфологическим особенностям глоточного аппарата морского ерша, причем основное внимание обращено на детали, описание которых возможно лишь на свежем материале (подвижность сочленений, допускаемые ими повороты глоточных элементов и т. д.).

Морской ерш — Scorpaena porcus (L.)

Материал. Изменение основных элементов глоточного аппарата и пределов их движения дано по 28 экземплярам длиной от 113 до 315 мм, описание работы глоточного аппарата приведено на основании 7 вскрытий; характеристика биологии питания ерша основана на детальных полевых и экспериментальных данных [3, 4, 2]. Рисунки сделаны со свежеоперированных экземпляров художником-зоологом Н. Н. Кондаковым.

Челюстной и жаберный аппарат. Рот очень большой, косо направлен вверх; нижняя челюсть выдается, верхняя выдвижная

При выдвижении рта происходит резкое увеличение объема жаберно-ротовой полости, но не за счет движения восходящего отростка praemaxillare, а главным образом в результате раздвигания в стороны крышечного и подвесочного комплексов, а также опускания дна рта. Зубы на челюстях мелкие, шипиковидные, широкой полосой покрывают praemaxillare и dentale на всю их длину, причем зубы внутренних рядов несколько крупнее и направлены косо назад. Аналогичные полоски из мелких зубов щеткой покрывают сошник и небные. Дно рта, язык и небо лишены вооружения и имеют, видимо, вкусовые функции, а также принимают участие при ориентировании добычи во рту.

Жаберный аппарат типичен для хищника — грубый, хорошо вооруженный, несомкнутый бисериально-симметричного типа. Жаберные тычинки — в виде широко расставленных крупных бугров, расположенных с внутренней и наружной сторон крепких жаберных дуг и густо вооруженных большим числом мелких острых шипиков. Число жаберных тычинок (считая и мелкие мозолевидные бугорки) на жаберных дугах следующее: первая дуга — 17—19, вторая дуга — 14—15, третья дуга — 11—13, четвертая дуга — 8—10. Нет щели позади последней жаберной дуги.

Глоточный аппарат. Верхнеглоточных площадок три пары; общая длина трех epipharyngealia составляет в среднем 14,1% длины головы (*c*) при крайних колебаниях 13,0—15,6% *c*. Наибольшая ширина (по средней eph) равна 8,9% *c* (8,0—9,8). Первая, вторая и третья epipharyngealia сидят соответственно на второй, третьей и четвертой epibranchialia, концы которых прикреплены к нижней стороне верхнеглоточных площадок посредством подвижных суставных головок, допускающих вращение этих площадок на внутреннее ребро (т. е. друг к другу) до 90°. Повороты в других направлениях отсутствуют или незначительны (в том числе и характерный для зоофагов поворот назад к глотке). Первая жаберная дуга соединена с первой eph лишь плотной связкой, которая отходит от специального отростка вильчатой первой epibranchiale. Функция этой хрящевидной связки не столь специализирована, как у Silurus, у которого, согласно Ледебуру и Вундеру [12], она окостенела и при движении верхнеглоточных выдвигает их вниз наподобие шатунного шарнира. Между собой все три epipharyngealia ерша не сращены плотно, но самостоятельное движение их ограничено благодаря черепицеобразному сочленению первой и второй eph и довольно плотному соединению второй и третьей epibranchialia. Из сложной мускулатуры, обслуживающей верхнеглоточные, особенно мощно развит m. retractor arcus branchialis dorsalis, широко прикрепляющийся к внутреннему краю второй eph и при сокращении тянущий всю систему назад к глотке. Наблюдения над живыми Scorpaena показывают, что этот мускул обладает тоническим сокращением. Поперечный соединительный мускул, имеющийся у Uranoscopus, у ерша отсутствует, но имеется мощно развитый flexor, отходящий от симфизиса третьей и четвертой epibranchialia к внутренне-переднему краю верхнеглоточных (край первой и второй eph); этот мускул поворачивает верхнеглоточные площадки на внутреннее ребро — движение, чрезвычайно характерное для хищников. Вооружение верхнеглоточных площадок составляют мелкие острые шипиковидные зубы, чрезвычайно густо сидящие и остриями направленные в основном косо вверх и назад.

Движение верхнеглоточных характеризуется большим размахом как в продольном, так и в поперечном направлении: расхождение eph в стороны очень большое, в среднем 22,5% *c* (19,6—25,8) продольный сдвиг также весьма значителен. Общий размах продольного движения составляет 18,8% *c* (16,3—21,7), причем из них на движение вперед приходится около 6,5% *c*, а на движение назад к глотке 15,3% *c*.

Нижнеглоточные — в виде одной пары овально-треугольных пластинок, густо покрытых мелкими шипиковидными зубами. Нижнеглоточные не сращены и сидят не параллельно плоскости неба, а под углом друг к другу около 120°, входя своего рода клином в систему верхнеглоточ-

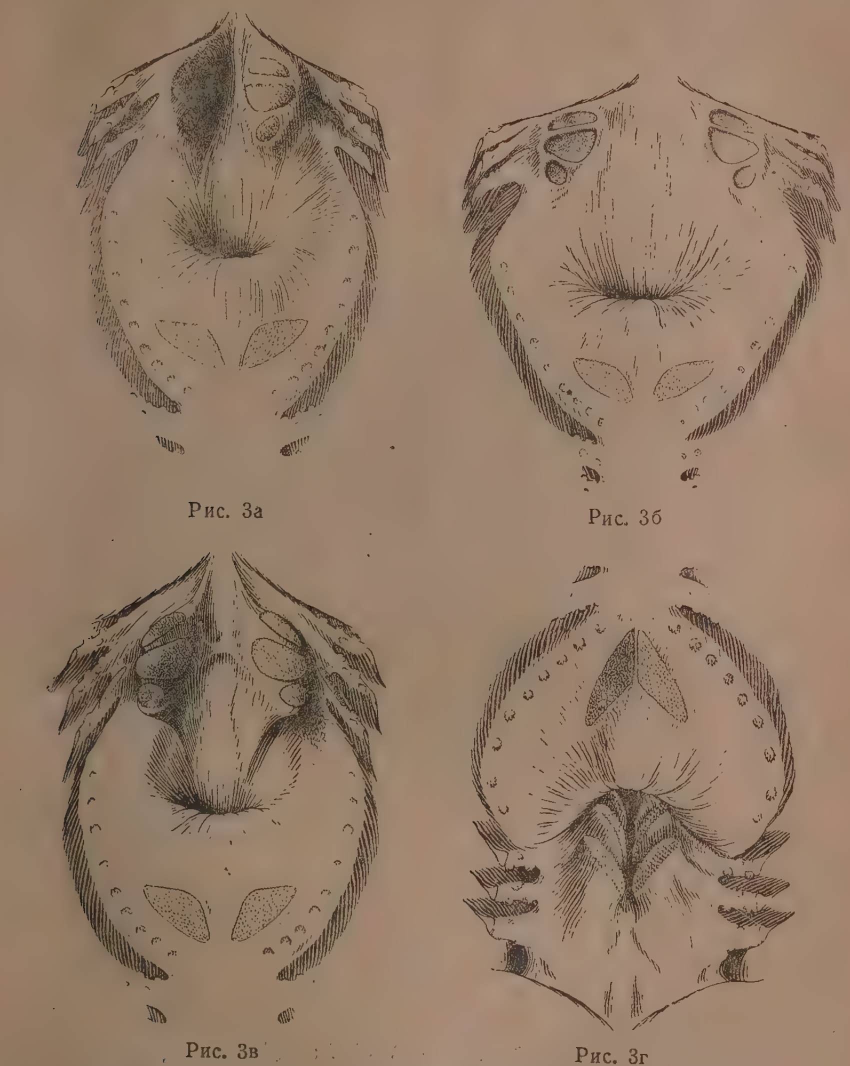


Рис. 3. Положение глоточных зубов у Scorpaena porcus в различных фазах движения: *а* — I фаза (состояние покоя), *б* — конец II фазы (охват добычи), *в* — начало III фазы (основное движение) и *г* — конец III фазы и IV фаза (контрактурная пауза)

ных площадок. У живых ершей этот угол может изменяться, а сами hypopharyngealia могут подниматься и опускаться, имея кроме того небольшое хождение и по продольной оси тела. Длина нижнеглоточных зубов 14,5% *c* (13,3—15,8). Пищевод у ерша очень широкий, мускулистый, глубоко складчатый, что позволяет ему при заглатывании крупной добычи сильно растягиваться. Горизонтальное растяжение его в среднем составляет 46% *c*, вертикальное растяжение — 34% *c*.

Движение глоточных зубов. Непосредственное движение глоточного аппарата неоднократно наблюдалось нами на вскрытых

экземплярах (а также на живых рыбах через широко раскрытый рот): в большинстве случаев оно устойчивое, идет по полному циклу и весьма продолжительное (глоточный аппарат производит закономерные рефлекторные движения в течение 10—15 минут после перерезки позвоночника). Основные фазы движения по принятой нами схеме имеют следующий характер (рис. 3):

I фаза — верхнеглоточные довольно широко расставлены (нормальный промежуток около $5^0/_0$ *c*) и посажены не параллельно плоскости неба, а под углом друг к другу (около 90—120°) так, что нижнеглоточные, сами сидящие горбом, как бы клином подходят к верхнеглоточным (рис. 2, 3, *а*).

II фаза — после механического раздражения, а иногда и без внешнего воздействия, глоточный аппарат приходит в движение — верхнеглоточные широко и энергично расходятся в стороны, одновременно втягиваясь в кожу нёба и становясь в одну плоскость с нёбом. Нижнеглоточные одновременно опускаются вниз, становясь параллельно друг другу (рис. 3, *б*).

III фаза — после расхождения в стороны происходит основное движение, во время которого верхнеглоточные опускаются вниз (к нижнеглоточным) и, сближаясь друг с другом, энергично оттягиваются назад к глотке. Во время этого движения верхнеглоточные лежат не горизонтально, а совершают поворот внутрь до 75—90°, так что, сближаясь друг с другом и оттягиваясь к глотке, они к концу этого движения поворачиваются друг к другу своими зубными поверхностями. Нижнеглоточные в III фазе поднимаются кверху, одновременно уменьшая до 90° угол, образуемый их зубными поверхностями (рис. 3, *в*, *г*).

IV фаза — в конце основного движения, когда верхнеглоточные максимально оттянуты к глотке и совершили почти полный поворот внутрь, происходит ясно выраженная контрактурная пауза (тоническое сокращение мышц), во время которой верхнеглоточные зубы задерживаются на некоторое время (до 10—15 секунд) в вышеописанном положении (рис. 3, *г*). В это же время нижнеглоточные совершают более простое движение, которое мы называем «перехватом»,— к концу контрактурной паузы они опускаются вниз, затем немного идут вперед и опять вверх. Только после этого верхнеглоточные выходят из контрактуры, возвращаются в исходное положение (I фаза, рис. 3, *а*) и готовы к повторению всего цикла наново. Весь цикл обычно занимает 10—20 секунд, но часто бывает и короче.

Из экспериментальных наблюдений, проведенных над ершом в аквариальных условиях, в связи с изучением функции глоточного аппарата, отметим следующие.

1. Удаление epipharyngealia. У крупного экземпляра ерша под глубоким наркозом удаляются все три пары глоточных площадок (срезаются острым скальпелем в месте их сочленения с суставными головками epibranchialia). Через некоторое время, после полного заживления ран, наблюдался процесс заглатывания пищи у беззубого ерша. Заглатывание (путем втягивания глоточным аппаратом) заметно затруднено, происходит замедленно, причем добыча проводится в глотку не плавно, а путем ряда хватательных движений, что нормальный ерш делает очень редко (только в случае несоразмерно крупной добычи).

2. Заглатывание маркированной пищи. Ершу с нормальным глоточным аппаратом (опыты легче производить с ослепленными экземплярами) дается длинный кусок мяса (например, разрезанная вдоль пикша или сарган), размеченный через каждые 10 мм цветной ниткой. При наблюдении над заглатыванием отмечалось, сколько циклов работы глоточного аппарата требуется ершу для того, чтобы заглотать кусок определенной длины (50 мм). Оказалось, что ерш длиной 141 мм протягивает

добычу в глотку за один цикл движения глоточного аппарата на 3,5 мм, ерш длиной 165 мм — на 5 мм. Измерение пределов движения показывает, что продольный сдвиг назад у ершей соответственного размера составляет 5—6½ мм. Таким образом «коэффициент полезной работы» верхнеглоточных ерша составляет около 70—77%, если принять возможную величину сдвига (по измерениям) за 100%. С ершом был произведен и ряд других экспериментов (перерезка отдельных мускулов, сочленений и т. д.), закончить которые, к сожалению, не удалось.

Функция глоточного аппарата ерша в связи с характером его питания. Морской ерш является типичным представителем группы донных малоподвижных хищников подстерегающего типа. Пищу его составляют сравнительно крупные и подвижные обитатели придонной области (главным образом прибрежные рыбы, а также Decapoda), которых ерш подстерегает, неподвижно замаскировавшись, среди камней и водорослей и хватает лишь с близкого расстояния; преследование или активное разыскивание добычи для ерша не характерно. Доминирующая роль в отыскании пищи принадлежит зрению, которое бинокулярно и адаптировано главным образом на движущиеся предметы. Наряду с этим большую роль играет и тонко развитое чувство восприятия водных колебаний, служащее не только сигналом для обнаружения подвижной пищи, но и руководством при броске на нее. Обоняние, вкус и осязание значения в отыскании пищи не имеют [2].

В соответствии с вышеуказанными чертами биологии питания ерша становится понятной работа глоточного аппарата, смысл которой таков. Выдвижной рот и способность при его раскрытии значительно увеличивать объем ротовой полости обеспечивают ершу исключительно мощный засос воды при хватательном движении, с которым добыча резко втягивается в ротовую полость. Здесь она удерживается мелкими и острыми зубами челюстей, сошника и небных, ориентируется для заглатывания при помощи шиповатых жаберных тычинок, но сам процесс заглатывания крупной добычи обеспечивается работой глоточного аппарата. Верхнеглоточные сперва расходятся в стороны и втягиваются в кожу (а нижнеглоточные с дном рта опускаются) для лучшего захвата крупной добычи (II фаза). Затем верхнеглоточные с силой прижимают добычу к нижнеглоточным, сдавливают ее с боков (поворот на внутреннее ребро), протягивают до глоточного сфинктера (III фаза) и удерживают в мощной контрактурной паузе (IV фаза), во время которой нижнеглоточные перехватывают добычу ближе к заднему ее концу («перехват»). После короткого интервала цикл движений повторяется вновь, пока вся заглатываемая рыба не исчезнет в глотке. Если ерш захватил слишком крупную добычу (голова заглоченной рыбы упирается в дно желудка, а хвостовая часть торчит изо рта), то проталкивание ее происходит периодически, по мере ее переваривания ершом. Глоточному аппарату ерша совершенно не свойственна функция какой-либо первоначальной обработки пищи — мелкая смаридка была заглочена ершом, через пять минут он отрыгнул ее обратно, причем рыба не имела существенных повреждений и продолжала жить в аквариуме.

Вышеуказанные адаптивные черты в строении и функции глоточного аппарата характерны не только для ерша, но и для других видов черноморских рыб, принадлежащих к группе донных малоподвижных хищников подстерегающего типа, из которых нами были исследованы морская коровка [Uranoscopus scaber (L.)], змейка (Trachinus draco L.), а также камбала [Rhombus maeoticus (Pall.)], некоторые хищные Gobiidae и др.[1]. Все эти виды, в связи с особенностями своей морфологии и

[1] К этой же группе должен быть отнесен и морской чорт (Lophius piscatorius L.)

биологии питания, имеют ряд специфичных черт, но все же можно выделить ряд признаков, характеризующих всю эту группу в целом.

1. Большой умеренно выдвижной — обычно верхний — рот, раскрытие которого приводит к резкому увеличению объема ротовой полости.

2. Сильное вооружение жаберно-ротовой полости однородными острыми, шипиковидными зубами, щеткообразно покрывающими челюсти, сошник, небные, а также глоточные площадки и бугорковидные жаберные тычинки.

3. Для глоточного аппарата хищников этой группы наиболее характерны очень большая подвижность верхнеглоточных зубов (расхождение в стороны и продольный сдвиг), с поворотом их в III фазе преимущественно на внутреннее ребро, и отчетливо выраженная контрактурная пауза с перехватом нижнеглоточных. Следует подчеркнуть, что контрактурная пауза характерна только для типично хищных рыб — из 30 исследованных нами черноморских видов рыб она наблюдалась у Scorpaena porcus, Trachinus draco, Uranoscopus scaber, Serranus scriba, Temnodon saltator, Belone acus euxini и некоторых других; у хищничающих рыб, как морской налим [Gaidropsarus mediterraneus (L.)] и ставриды [Trachurus trachurus (L.)], имеет место лишь небольшая контрактурная задержка.

Выводы

1. Глоточный аппарат костистых рыб представляет собой весьма специализированный орган, приспособленный не только для заглатывания добычи, но и для предварительной обработки ее в ротовой полости.

2. Морфологический анализ свеже убитых экземпляров в сочетании с непосредственным наблюдением движения глоточного аппарата на специально препарированных экземплярах позволяет довольно точно подойти к пониманию адаптивного значения строения и функции этого органа и получить сравнительный материал в этом направлении для различных видов рыб.

3. Глоточный аппарат, несмотря на различия его функции у разных видов рыб, имеет большое сходство в основных элементах движения, что позволяет разбить сложный цикл работы глоточных зубов на 4 основные фазы (см. выше), причем четвертая фаза (контрактурная пауза) специфична только для хищных видов рыб.

4. Во второй части работы дан функционально-морфологический анализ глоточного аппарата морского ерша (Scorpaena porcus) и охарактеризованы основные адаптивные черты комплекса органов, связанных с питанием у морского ерша и у других представителей группы малоподвижных хищников подстерегающего типа.

Литература

1. Андрияшев А. П., Функционально-морфологическая характеристика глоточного аппарата костистых рыб, Авторефераты АН СССР за 1940 г. (биол.) 1941.—2. Андрияшев А. П. Способы добывания пищи у морского ерша (Scorpaena porcus (L.), Журнал Общая биология, 1944.—3. Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р., О группировках литоральных рыб по биологии питания, Зоологический журнал, т. XVI, вып. 4, 1937.—4. Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р., К экспериментальному изучению питания рыб, Тр. Зоологического ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2, 1941.—5. Antoniu A., Notes sur l'anatomie du tube digestif chez quelques espèces du genre Mugil, Ann. Sc. Univ. Jassy, t. XIX, 1934.—6. Berghe L. van den, Recherches sur la deglutition chez les poissons Téléostéens, Bull. Acad. Sc. Belgique, Classe de sciences, t. XIV, 1928.—7. Berghe L. van den, Recherches sur la deglutition chez les Cyprinides, Bull. Acad. Sc. Belgique, Classe de sciences, t. XV, 1929.—8. Boas J. V., Die Zähne der Scariden, Ztschr. wissensch. Zool., Bd. 32, 1879.—9. Гриб А. В., Особенности в строении глоточного аппарата у рыб отряда Plectognathi., Тр. Петерг. биологического ин.-та. 13—14, 1935.—10. Heincke Fr., Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere, Ztschr. wissensch. Zool., Bd, XXIII, 1873.—11. Европейцева Н. В., Возрастные адаптации в жаберном аппарате Percidae

в связи с возрастными изменениями в характере питания, Уч. записки Ленингр. гос. ун-та (биол.), № 35, 1939.—12. Ledebur J. F. u. Wunder W., Anatomie und Phisiologie der Schlundknöpfe des Flusswelses (Silurus glanis), Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 21, Heft 2, 1934.—13. Owen R., Odontography, London, 1840—1845.—14. Pellegrin J., Sur les pharyngiens inférieurs chez les poissons du genre Orestias, C. R. Ac. Sc., Paris, 139, 1904.—15. Rauther M. u. Leiner M., Echte Fische. In: Bronns Klass. u. Ordn., Bd. VI, Abt 1, Buch 2, Liefer. 5, 1937.—16. Sauvage H. E., Sur les plaques pharyngiennes des Gerridae, C. R. Assoc. Franç. Avan. Sc. (цит. по Rauther u. Leiner, l. c.), 1876.—17. Shepherd C. E., Pharyngeal teeth of fishes. «Zoologist», vol. 14—18, 1910—1914.—18. Troschei F. H., Über die Bewaffnung der Kiemenbogen der Fische, Arch. f. Naturgeschichie, 15. Jahrg., Bd. 1, 1849.—19. Vetter B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 12, 1878.—20. Zander E., Das Kiemenfilter der Teleostier., Ztschr. f. wissensch. Zool., Bd. 84. 1906.

ON THE METHODS OF STUDYING MORPHOLOGY AND FUNCTION OF THE PHARYNGEAL TEETH OF THE TELEOSTS

A. P. ANDRIASHEV

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR (Director E. N. Pavlovsky, Member of the Academy)

Summary

An account of new methods in studying structure and function of the pharyngeals (ossa epipharyngealia et hypopharyngealia) in the Teleosts elaborated by the author during his work at the Biological Station of the Academy of Sciences of USSR, Sebastopol, is given herein.

The direct observations on the reflectory movements of the pharyngeal teeth in the dissected specimens of the 30 species of the Black Sea fishes made it possible to divide the complex movement of the pharyngeal apparatus into the principal phases, according to the following scheme.

I phase (period of rest or inactivity)—upper and lower pharyngeals are in normal (initial) position.

II phase (catching food)—upper pharyngeals move aside, often drawing into the palate skin, for the better catching prey. Lower pharyngeals at that time are getting down.

III phase (chief movement)—upper pharyngeals move chiefly towards the pharynx, that helps (according to function) in holding prey, crushing solid tood or forcing it into the pharynx. Lower pharyngeals, at this phase, are being directed towards the upper one.

IV phase (contraction interval)—the tonic muscle contraction in the pharyngeal apparatus fix the pharyngeals for some time at the moment of their extreme position at the pharynx, after which their recurrence to the initial position (I phase) occures. Lower pharyngeals generally cease the contraction interval somewhat earlier than the upper pharyngeals and produced catching the prey anew. The contraction interval is found out by the author only in the predacious fishes (Scorpaena porcus, Uranoscopus scaber, Trachinus draco, Serranus scriba. Temnodon saltator, Belone acus euxini and others).

Functional morphology of the pharyngeal apparatus of Scorpaena porcus as well as the adaptation of this organ in connection with the feeding habits of this species is given in the second part of this paper. Position of the pharyngeals at the different phases of their movement is shown in the Fig. 3 a—г.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

СТРОЕНИЕ И ЦИКЛ РАЗВИТИЯ СЕМЕННИКОВ ПОЛОВОЗРЕЛОГО СОМА (SILURUS GLANIS L.)

С. И. КУЛАЕВ

Кафедра эмбриологии Московского государственного университета

Задача работы и современное состояние вопроса

Описание развития семенников сома представляет интерес, во-первых, в связи с вопросом размножения сома, имеющего существенное промысловое значение, и во-вторых, в целях сравнения особенностей строения и функционирования их с тем, что нами было показано для семенников других костистых рыб [3, 4, 5, 6]. В этих работах дана исчерпывающая сводка до 1939 г. по вопросам строения и циклических изменений семенников рыб. После этого соответствующих сообщений не появлялось. Совершенно нет работ ни по макроскопическим изменениям гонад сома, ни, тем более, по микроскопическим. Есть только очень скудные сведения по нересту сома, сводящиеся в основном к указаниям сроков нереста [1, 7, 9], а иногда и к описанию самого нереста [8, 2].

Материал и методика работы

Материал был собран в дельте р. Волги в районе Дамчикского участка Астраханского гос. заповедника в 1935 и 1936 гг. и несколько дополнен в 1940 г. Несмотря на обилие сома в этом районе Волги, он, тем не менее не является объектом массового лова, особенно в осенне-зимний период. Вследствие этого использованный для работы материал в основном относится к апрелю — августу и единичные экземпляры к сентябрю — ноябрю. За остальной период материал отсутствовал, так как он не мог быть обеспечен в условиях последнего лова. Использовались только крупные, заведомо половозрелые экземпляры. Всего обработано около 70 самцов. Полученный материал, хотя и не вполне достаточен, тем не менее дает ясное представление о строении семенников сома, о их цикле на протяжении указанного периода, а также пригоден для сравнения с аналогичными процессами у других рыб. Методика обработки материала в основном была та же, которая применялась при обработке семенников карповых и окуневых рыб в упомянутых выше работах: непосредственно после поимки производились промеры и взвешивания живой рыбы, а затем отпрепаровывались семенники. Последние тоже взвешивались и описывались в свежем виде, после чего фиксировались 5% формалином, жидкостью Буэна или Ценкера. Материал заливался в парафин, срезы окрашивались преимущественно железным гематоксилином Гайденгайна, реже по Маллори и ван-Гизону.

Строение семенников

Как у большинства костистых рыб, семенники сома представляют собой две парные вытянутые железы, расположенные в дорзальной части полости тела. По форме они резко отличаются от семенников других рыб, так как очень уплощены и имеют вид двух складчатых пластинок или лент, прикрепленных верхним краем к брыжжейке справа и слева от медианной линии, нижний край свободен и сильно зазубрен

(рис. 1). Ширина такой пластины превосходит толщину приблизительно в 8—10 раз. В средней части семенники наиболее широки, а концы сужены, причем краниальный конец обычно бывает дополнительно расщеплен на налегающие друг на друга пластинки. Все это придает семенникам вид двух как бы бахромок, свободно свисающих в полость тела. Отмеченные черты строения выступают особенно демонстративно на зрелых, хорошо развитых семенниках, но в основном сохраняются на всем протяжении их сезонных изменений. Вдоль всего верхнего края каждого семенника тянется выводной проток. Поверхность их неровная, так как выпячивания семенных ампул образуют на ней мелкую бугристость, особенно заметную в период зрелости. Кровеносные сосуды хо-

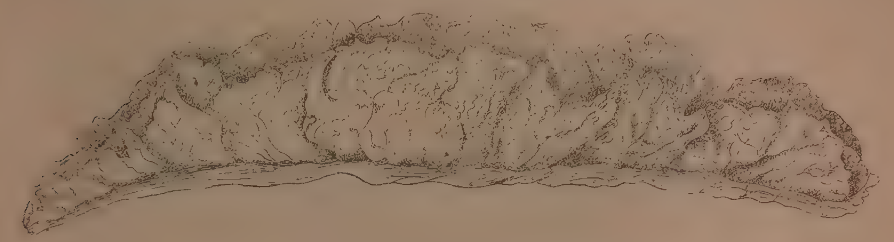


Рис. 1. Зрелые семенники сома

рошо развиты и покрывают семенники густой, сильно ветвящейся сетью. Цвет, как и у других рыб, меняется в зависимости от стадии зрелости: в период полной зрелости они молочно-белого цвета, а затем, по мере опустошения, постепенно становятся кремового, розоватого и даже слегка фиолетового оттенка.

Микроскопический анализ внутреннего строения семенников показал, что их строма образует стенки семенных ампул или фолликул, которые заполнены половыми клетками в той или иной стадии развития или зрелыми сперматозоидами. Эти ампулы разбросаны беспорядочно по всей толще семенника и, сливаясь друг с другом, образуют систему полостей или лакун.

Следовательно, семенники сома — ацинозного типа, но только несколько необычного вида благодаря их резкому уплощению.

Цикл семенников

Ранней весной, в начале апреля, семенники сома хорошо развиты и внешний вид их соответствует приведенному описанию. Размер семенников сравнительно с другими рыбами (см. ниже) небольшой, а вес их в среднем составляет всего лишь 0,5—0,6% общего веса рыбы. В таком состоянии семенники остаются почти без изменений в течение всего апреля и первой половины мая.

Микроскопическое строение семенников в течение этого периода тоже очень однообразно, что указывает на отсутствие какого-либо активного процесса (рис. 2). Все ампулы, составляющие толщу семенников, сплошь заполнены зрелыми сперматозоидами (*Спз.*), что обусловливает упругость и напряженность железы в целом. Стенки ампул, основою которых является нежная соединительнотканная перегородка (*Ст. к.*), покрыты с обеих сторон слоем фолликулярных клеток (*Ф. к.*) с уплощенными ядрами. Эти элементы и составляют строму, или соматическую основу, семенников. Однако среди фолликулярных клеток, выстилающих стенки ампул, всюду видны резко выделяющиеся крупные клетки с хорошо выраженным ядром и протоплазмой. Это не что иное, как уже описанные нами для карповых и окуневых рыб первичные

сперматогонии (*Спг.* 1), сохраняющиеся здесь в латентном состоянии. Половых клеток других стадий развития в семенниках этого периода нет. Подобное, как бы покоящееся, состояние семенников нужно считать характерным для преднерестового периода. В июне семенники выходят из своего латентного состояния и в них начинаются весьма существенные процессы, отражающиеся на макро- и особенно на микроскопическом строении. Это состояние текучих семенников. Даже легкого поранения достаточно для того, чтобы из семенников сейчас же начала течь сперма. Однако привлекает внимание последовательность выбрасы-

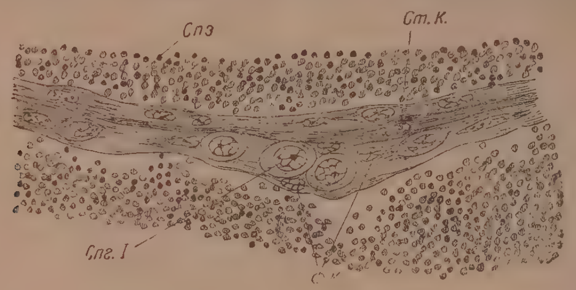


Рис. 2. Участок стенки семенной ампулы зрелых семенников (13. V). Обозначения в тексте

вания спермы, что опять же отражается как на внешнем состоянии семенников, так и на состоянии отдельных ампул в различных отделах семенников. Макроскопически наблюдается следующая картина: в целом семенники изменяются мало: размер и объем их уменьшается, но весьма незначительно; также хорошо сохраняется сеть кровеносных сосудов. Заметно изменяется цвет и прежде всего в части, прилегающей к протоку по всей длине семенников. Здесь, благодаря близости протока, опустошение семенных ампул происходит в первую очередь; эта часть семенников утрачивает напряженность, поверхность их становится мягкой и постепенно принимает фиолетово-розоватый оттенок. По мере же отдаления от протока, т. е. при переходе к свободно свисающему краю семенника, семенники еще остаются молочно-белыми и напряженными. В течение второй половины июня идет дальнейшее опустошение семенников ,в результате чего опустошенная часть становится шире и семенники сохраняют цвет и типичный вид только на участке узкой полоски вдоль нижнего свободного края. К концу месяца выбрасывается основная масса спермы и семенники во всех своих отделах становятся бледнофиолетового цвета и имеют вид дряблой бахромки. Вес их в это время составляет в среднем 0,3% общего веса рыбы. В некоторых ампулах сперма задерживается больше, чем в соседних, и тогда на поверхности семенников заметны молочно-белые, слегка кремовые поля, хорошо оттеняющиеся на фиолетовом тоне опустошенных отделов.

Микроскопические срезы подтверждают правильность именно такой последовательности опустошения ампул и кроме того показывают еще ряд интересных процессов, протекающих в это время в семенниках.

Дело в том, что функционирование семенников этого периода далеко не сводится только к выбрасыванию накопившейся в них массы сперматозоидов, так как параллельно с этим в них протекает активный процесс развития новой сперматогониальной волны, дающей в короткий срок новое пополнение сперматозоидов.

Рис. 3 и 4 иллюстрируют этот процесс. Оба рисунка сделаны из различных участков семенников, находящихся на одной и той же стадии развития: рис. 3 (семенник от 20.VI.1940) иллюстрирует состояние ампул

из участка семенника, более отдаленного от протока, т. е. участка, едва только вышедшего из покоящегося состояния, характерного для мая месяца. Сперма (*Спз.*) в ампулах лежит несколько реже, но ее еще попрежнему много и она заполняет всю полость ампул сплошным ровным слоем. На стенках же ампул заметно более существенное отличие от их состояния в мае, а именно — появление начальных стадий новой сперматогониальной волны. Здесь, кроме крупных первичных сперматогоний (*Спг.* I), видно много сперматогоний более поздних порядков (*Спг. б*), лежащих небольшими группами среди проникающих между ними фолликулярных клеток, а иногда образующих уже и вполне развитые сперматоцисты.

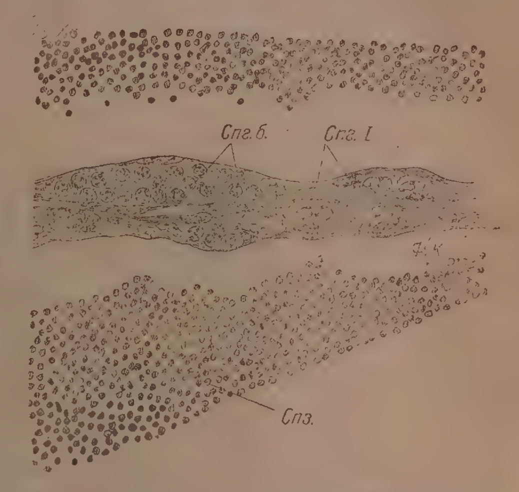


Рис. 3. Участок стенки семенной ампулы периода нереста (20. VI). На стенках начало сперматогенеза дополнительной генерации сперматозоидов

Рис. 4 (семенник от 22. VI.1940) сделан с участка семенника, прилегающего к протоку, там, где ампулы начали освобождаться от спермы в первую очередь и, стало быть, все изменения продвинулись дальше. Ампулы несколько спались, сперматозоидов в них меньше, и они лежат не сплошной массой. Но самое значительное изменение отмечается в развитии сперматогенеза: стенки ампул теперь уже сплошь покрыты цистами с различными и к тому же преимущественно поздними стадиями сперматогенеза. На рисунке видны цисты с сперматогониями (*Спг. б*), причем часто в стадии активного размножения (*Спг. м*), с сперматоцитами на различных этапах прохождения синаптенного пути (*Сптц. I*), с пресперматидами (сперматоциты II пор.) (*Сптц. II*) и, наконец, с сперматидами (*Спт.*). Можно найти цисты с сперматидами на тех или иных стадиях преобразования и даже с вполне сформироваными сперматозоидами (на данном рисунке нет). Но среди всех этих стадий активного сперматогенеза всюду видны вклиненные между цистами все те же крупные клетки — первичные сперматогонии (*Спг. I*). Значит, только часть первичных сперматогоний, сохранившихся от прошлого года до весны этого года, вступила в фазу активного сперматогенеза («весенняя» генерация) и послужила, таким образом, источником готовящегося нового пополнения сперматозоидов; другая же часть их осталась попрежнему латентной и сохраняется для генерации следующих лет.

Сформировавшиеся сперматозоиды «весенней» генерации разрывают стенку цисты и выходят в полость ампул, присоединяясь к иссякающим запасам «зимних» сперматозоидов. Таким образом, в ампулах всегда находится то или иное количество сперматозоидов. Но иногда все же зимние запасы сперматозоидов в период нереста выбрасываются особенно интенсивно, так что новое весеннее поколение не успевает к ним присоединиться; тогда можно видеть совершенно опустошенные ампулы с активным сперматогенезом весенней генерации на стенках. Из всего сказанного следует, что июньское состояние семенников сома нужно считать их нерестовым состоянием, когда выбрасывается основная масса сперматозоидов, сохранившихся в ампулах еще с зимы, и дополнитель-

ная к ним генерация сперматозоидов, развившихся в короткий срок в июне месяце. Однако на этом дело далеко не кончается и семенники не переходят в состояние покоя, так как, хотя такое состояние ампул, когда они почти совершенно освобождаются от сперматозоидов и возможно (но не обязательно), все же никогда в течение весны и лета не бывает такого состояния, чтобы в ампулах прекратился сперматогенез и не шло бы активное образование новых генераций сперматозоидов.

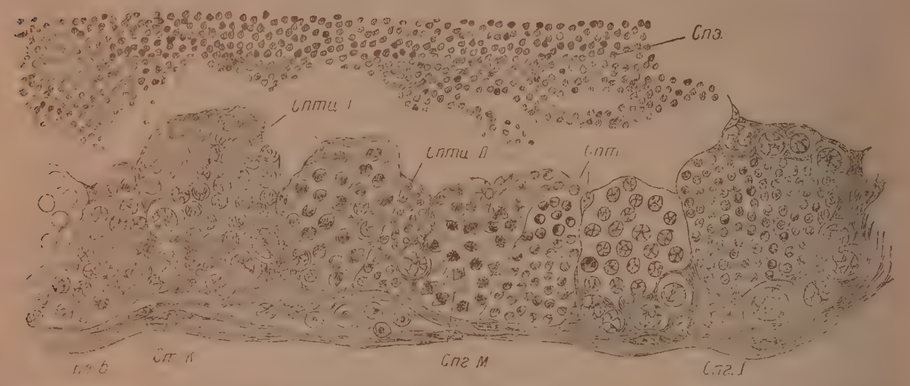


Рис. 4. То же, что и рис. 3. (22. VI). Сперматогенез на стенке очень активен. Стенка сплошь покрыта цистами с различными стадиями сперматo- и спермиогенеза

В июле семенники изменяются очень незначительно: они еще немного уменьшаются, становятся дряблыми, цвет бледнорозовый, сеть кровеносных сосудов попрежнему хорошо выражена, проток спался и не выражен, макроскопически сперма не обнаруживается ни в семеннике



Рис. 5. Участок стенки семенной ампулы после окончания нереста (31. VII). На стенках продолжается активный сперматогенез. В полости ампул сперматозоидов меньше, чем в июне

ни в протоке, микроскопический анализ тоже не обнаруживает особенно резких отличий сравнительно с июнем: семенные ампулы естественно несколько уменьшаются, но на стенках их все время идет активный сперматогенез. К этому времени сперма уже вытекла даже из ампул, наиболее отдаленных от протока, и микроскопическое и макроскопическое строение всех отделов семенников совершенно однородно.

Рис. 5 от 31.VII иллюстрирует сказанное. Видно, что стенки ампул покрыты слоем цист с различными стадиями сперматогенеза. Подобное состояние характерно для семенников на протяжении всего месяца. Для

рисунка взят участок с не столь толстым слоем цист; в некоторых местах их нет совсем и стенки покрыты только фолликулярными клетками. Это происходит оттого, что на данных участках в цистах уже закончилось развитие сперматозоидов и последние, разорвав стенку цисты, вышли в полость ампулы. Подобные цисты, наполненные вполне сформированными сперматозоидами, и даже самый момент выхода из них сперматозоидов можно наблюдать на препаратах довольно часто. Зрелые сперматозоиды всегда есть в полости ампулы, но все же их не так много и лежат они не такой сплошной массой, как в июне. На смену цистам, закончившим свой цикл и выбросившим сперму в полость ампулы, начинают развиваться новые цисты из имеющихся здесь же на стенках латентных первичных сперматогоний (*Спг. I*). О такой непрерывности сперматогенеза и об отсутствии в это время года синхронности в развитии цист говорит наличие в них самых разнообразных стадий сперматогенеза, начиная от сперматогоний первых порядков до вполне сформированных сперматозоидов, а также постоянное наличие сперматозоидов в полости ампул.

В августе семенники начинают медленно увеличиваться в объеме и становятся более упругими, так как в ампулах накапливается сперма. Наполнение семенников спермой, так же как и выбрасывание ее, идет неравномерно по всему семеннику. Первые признаки изменения проявляются в верхнем отделе семенников, т. е. в отделе, прилегающем к протоку, а затем уже распространяются все больше и больше к нижнему краю семенников. Это происходит потому, что верхние отделы семенников раньше освободились от спермы и в них сразу же началось развитие новой сперматогениальной волны.

Микроскопическое изучение семенников не обнаруживает ничего принципиально нового сравнительно с июлем: в основном продолжается сперматогенез, который, однако, развертывается более активно, что и приводит к накапливанию в ампулах сперматозоидов, обусловливая этим некоторое увеличение объема и упругости семенников (рис. 6 от 26.VIII). Опять, и даже резче, чем при макроскопическом изучении, бросается в глаза неодинаковое состояние верхней и нижней части семенников. В верхней половине ампулы сплошь наполнены сперматозоидами, а на стенках преобладают цисты с поздними стадиями сперматогенеза, т. е. наблюдается картина конца регенерации железы. В нижней же половине в полости ампул сперматозоидов значительно меньше, лежат они не сплошной массой, благодаря чему в ампулах остается еще много свободного места и они не так увеличены. На стенках ампул в цистах еще преобладают более ранние стадии развития половых клеток, что говорит вообще о более ранней фазе сперматогенеза в этом отделе.

Сентябрь и октябрь — это месяцы дальнейшего последовательного развития процессов, начавшихся в августе; к концу октября наступает почти полная регенерация семенников. Макроскопические изменения заключаются в дальнейшем увеличении объема семенников; поверхность их становится эластичной и упругой, цвет переходит опять в белый; по всем показателям семенники постепенно приближаются и, наконец, полностью достигают максимального развития. Микроскопический анализ указывает на окончание сперматогенеза к этому времени: ампулы заполняются сформированными сперматозоидами, новых генераций сперматогенеза не возникает, только заканчивается развитие цист, имеющихся на стенках ампул. В результате цисты на стенках ампул сохраняются все в меньшем и меньшем количестве, а на их месте остаются только фолликулярные клетки, среди которых отчетливо выступают сохранившиеся здесь в латентном состоянии крупные первичные сперматогонии.

Ноябрь — это период уже полного завершения цикла годового раз-

вития семенников. Микроскопически семенники достигают максимального развития и имеют вид, описанный для зрелых семенников преднерестового периода. Это ясно указывает на отсутствие в них изменений в течение всего последующего периода вплоть до нереста. Микроскопическое строение их тоже просто и однообразно (рис. 7 от 12.XI). Ампулы растянуты и заполнены сплошной массой сперматозоидов (*Спз.*). Стенки их тонкие, покрыты только слоем фолликулярных клеток (*Ф. к.*), среди которых отчетливо выступают крупные покоящиеся



Рис. 6. Участок стенки ампулы периода регенерации железы (26.VIII). На стенках активный сперматогенез. В полости ампулы много сперматозоидов

первичные сперматогонии (*Спг.*). Таким образом, герминативная часть железы в это время представлена только зрелыми сперматозоидами и первичными сперматогониями. Первые — результат закончившегося

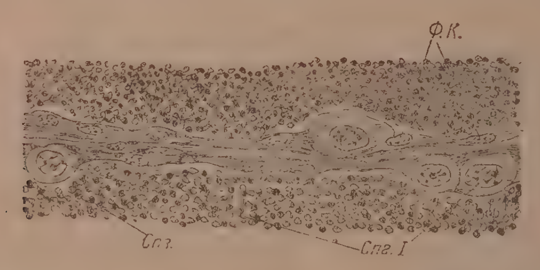


Рис. 7. Участок стенки ампул регенерировавшей железы (12.XI). Сперматогенез закончен. Стенки покрыты фолликулярными клетками, выключенными меж ними одиночными первичными сперматогониями в покое

цикла предыдущей генерации, вторые — основа будущей генерации и вступят в развитие лишь весной следующего года. Других стадий нет. Железа морфологически готова к выполнению своей основной функции и остается в этой стадии готовности до весны, что прекрасно подтверждается сравнением рис. 2 и 7. На этом заканчиваем описание изменений семенников в течение годового цикла.

Общие замечания по циклу семенников сома

Семенники сома построены по ацинозному (ципринoидному) типу, но внешний вид их весьма своеобразен благодаря резкому уплощению.

Особенностью семенников является также и то, что они сравнительно небольших размеров и вес их даже в период наибольшего равития составляет всего лишь 0,5—0,6% общего веса рыбы. Кроме того вес и объем семенников сома никогда не изменяются в течение цикла так резко, как это наблюдается у других рыб, а именно — ко времени наибольшего опустошения они уменьшаются все лишь в два раза, в то время как у других рыб значительно резче. Помещаемая таблица иллюстрирует сказанное.

НАЗЗАНИЕ РЫБЫ	Отношение веса семенников к весу рыбы в процентах		Во сколько раз падает вес семенника
	в период максимального развития	в период минимального развития	
Плотва	7,45	0,24	30
Вобла	7,29	0,34	21
Лещ	2,55	0,25	10
Сазан	9,70	0,71	14
Окунь	9,38	0,21	45
Судак	0,67	0,04	17
Сом	0,60	0,30	2

Отмеченные особенности макроскопического изменения семенников связаны и в значительной степени обусловливаются внутренними процессами, протекающими в железе и имеющими тоже некоторые особенности. Микроскопическое изучение показывает, что в семенных ампулах одновременно с выбрасыванием сперматозоидов развиваются новые генерации сперматозоидов, что и приводит как бы к непрерывному сперматогенезу в течение всего лета. В результате в ампулах всегда имеется значительное количество сперматозоидов.

Таким образом, хотя в цикле семенников сома также можно различать два периода — период нереста и период регенерации железы к следующему году,— но особенностью его является, во-первых, очень сильная трансгрессия этих двух периодов и, во-вторых, постепенность выделения спермы. Последняя может выделяться и после окончания нереста, что указывает на сохраняющуюся еще в это время потенциальную ценность самцов как производителей. Длительностью и постепенностью выбрасывания спермы объясняется также отсутствие резких изменений в весе и объеме семенников на протяжении цикла.

Из сказанного следует, что сом должен быть отнесен к рыбам с поздним и растянутым нерестом, с той только особенностью, что сперма на протяжении всего периода активности самцов выделяется не порционно, а постепенно.

Это подтверждают и данные по биологии нереста сома [8, 1, 7, 9, 2]. Здесь нет массового хода на нерестилища и дружного выбрасывания половых продуктов всей стаей. Наоборот, сом нерестует попарно. Если учесть, что игра одной пары сомов длится примерно 2 часа [2], а семенники имеют запасы текучей спермы около четырех месяцев, то остается допустить непрерывность функционирования семенников в течение этого довольно длительного срока, что совпадает и с данными микроскопического анализа семенников.

Что касается шкалы зрелости для семенников сома, то, несмотря на небольшой материал, бывший в нашем распоряжении, все же можно наметить (если к тому же исходить из предложенных нами в 1939 г. постоянных критериев для характеристики отдельных стадий) основные стадии, через которые проходят семенники сома на протяжении годового цикла. Эта задача облегчается также и тем, что цикл семенников

сома протекает очень близко к одному из типов, встречающихся у других семейств рыб (третий тип позднего и растянутого нереста).

Исходя из отмеченных предпосылок, можно установить, что семенники сома в течение года проходят через следующие стадии (по восьмибалльной шкале):

Май и начало июня — VI стадия — зрелость. Семенники максимально развиты, цвет молочно-белый, сперма свободно выступает, ампулы сплошь заполнены сперматозоидами.

Июнь — VII стадия — полувыбой. Период активного нереста, а стало быть и опустошения семенников. Семенники уменьшаются, ясно заметна двойственность: верхний отдел дряблый, розоватого или розово-фиолетового цвета, нижний еще сохраняет все признаки зрелого семенника. Сперма продолжает течь. В ампулах еще много зрелых сперматозоидов, но на стенках их начинается активный сперматогенез.

Июль — IV стадия (наполнения). Начало восстановления семенников к следующему году. Семенники минимальны. На всем протяжении дряблые, розовато-фиолетового цвета. Сперма не выступает, на стенках семенных ампул активный сперматогенез, а в полости ампул довольно много сперматозоидов.

Август и сентябрь — IV—V и V—IV стадии — состояние, переходное к V стадии. Семенники незначительно увеличиваются, постепенно белеют. В семенных ампулах активный сперматогенез и накапливание сперматозоидов.

Октябрь — V стадия (созревания). Почти полное восстановление семенников. Семенники хорошо развиты, белые, упругие. Сперма выступает при разрезе или надавливании. Ампулы заполнены сперматозоидами, на стенках изредка еще встречаются цисты с поздними стадиями сперматогенеза.

Ноябрь — март — V—VI и VI—V стадии. Состояние, переходное к VI стадии. Семенники почти не отличимы от зрелого состояния. Сперматогенез заканчивается полностью, ампулы повсеместно сплошь заполнены спермой.

Апрель — VI стадия (зрелости). То же, что в мае.

Таким образом, в цикле семенников сома можно отметить только четыре хорошо выраженные стадии: VI и VII, относящиеся к нерестовому периоду, и IV и V, относящиеся к периоду регенерации железы. Стадия выбоя (VIII) выпадает, так как у сома не наблюдается полного опустошения семенников, связанного с резким окончанием нереста. Благодаря сильной трансгрессии нерестового периода и восстановительного, из цикла выпадают II и III стадии, которые, нужно полагать, протекают у сома только один раз в ювенильный период (так же как и у других рыб с растянутым нерестом).

Данные сравнительного анализа

Поскольку изучение семенников сома предпринято в плане сравнительного изучения циклов гонад рыб, нужно остановиться на некоторых вопросах общего порядка и прежде всего на следующем: в чем данные, полученные по сому, пополняют, согласовываются или противоречат тем общим закономерностям цикличности семенников костистых рыб, которые нами были намечены на материале по рыбам других семейств?

В отношении собственно сперматогенеза, т. е. его цитологической стороны, имеется полная аналогия с тем, что нами описано для карповых и окуневых рыб, и в этом можно видеть подтверждение уже отмеченного нами раньше как бы единого типа строения и развития семенных клеток у костистых рыб.

Несколько сложнее обстоит дело с развертыванием сперматогенеза

во времени, а стало быть и всего цикла семенников. Циклы семенников костистых рыб вообще протекают различно часто даже у близких видов, объединяемых одним и тем же семейством, причем это различие зависит от вполне определенной тенденции к усложнению циклов от наиболее простых к сложным. Усложнение наблюдается в каждом семействе (у карповых рыб: плотва → лещ → сазан; у окуневых: окунь → → судак → ерш) и идет в пределах его по тождественному и вполне определенному пути. Это дало нам основание говорить как бы о параллельных рядах развития и усложнения цикла сперматогенеза для костистых рыб, когда каждый ряд ограничен семейством.

Материал по сому подтверждает это положение, так как цикл их семенников укладывается в намеченных рядах и находит в них свое место: он очень близок к наиболее сложному циклу, описанному для сазана и ерша, с той только разницей, что отсутствует порционность выбрасывания сперматозоидов. (Возможность последнего у сома, однако, не исключена, и тогда аналогия будет полной.) К сожалению, семейство сомовых не дает возможности выявить в пределах его такой же ряд усложнения цикла семенников, как у названных выше двух семейств, по причине малочисленности его видового состава в наших водах. В этом отношении представляет несомненный интерес дальнейшее расширение работ сравнительно-эмбриологического характера по цикломорфозу гонад рыб и особенно других семейств, чтобы с большей достоверностью подтвердить намеченные здесь закономерности и внести те или иные дополнения и исправления.

Каковы же причины, обусловливающие тот или иной характер цикла? Наш материал дает некоторое основание для суждения о роли только внешних факторов, так как приведенные нами данные могут рассматриваться как результат экспериментов, осуществленных самой природой. С одной стороны, мы имеем такое положение, когда один и тот же вид, вследствие его чрезвычайно сильного распространения, обитает в самых разнообразных климатических условиях. Например, плотва со всеми ее многочисленными подвидами, расами и пр. является обычным представителем во всех областях нашего Союза начиная от Каспия до финляндской границы и от Белоруссии до Восточной Сибири. Довольно богатые литературные данные о ходе нереста плотвы в различных районах и о состоянии в это время ее гонад указывают, что резкие контрасты климатических условий, конечно, сдвигают соответственно сроки нереста, но характер последнего во всех условиях остается одним и тем же (ранний, однократный и краткий нерест). В нашем материале было два подвида плотвы: обыкновенная среднерусская плотва (Rutilus rutilus typ. L.) и каспийская вобла (Rutilus rutilus caspicus Jak.), резко отличающиеся по своей биологии (первая — рыба туводная, вторая — полупроходная). Тем не менее характер нереста и весь цикл изменения семенников, начиная от макроскопического состояния их и кончая мельчайшими деталями спермато- и спермиогенеза, оставался совершенно одинаковым. То же можно констатировать и для леща, сазана, окуня и судака: в пределах вида циклы семенников этих рыб протекают аналогично как в дельте Волги, так и в более северных районах.

С другой же стороны, мы имеем примеры обратного порядка, когда различные виды одного и того же семейства оказываются поставленными в совершенно аналогичные климатические условия (например, вобла, лещ и сазан в условиях дельты Волги) и тем не менее каждый вид сохраняет все особенности цикла своих гонад (у воблы ранний и однократный, у леща более поздний и растянутый с образованием дополнительной генерации весенних сперматозоидов, у сазана поздний, растянутый, с порционным выбрасыванием спермы и с дополнительным образованием сперматозоидов не только весенней, но и нескольких летних

генераций). Можно было бы привести и еще несколько аналогичных примеров более мелкого порядка, но и приведенных достаточно, чтобы показать, что протекание циклов семенников рыб не зависит непосредственно от изменения внешних условий, а является вполне установившейся функцией железы, находящейся под контролем более глубоких факторов, регулирующих общие закономерности жизнедеятельности организма в целом. Сказанное, однако, не снимает того факта, что семенники тем не менее имеют все предпосылки для изменения их циклов от более простого типа к более сложному и обратно. Основанием для этого вывода является то, что все особенности любого цикла (краткость нереста, растянутость, порционность и пр.) обусловливаются активностью пристенного слоя ампул, в котором развиваются половые клетки и, главное, в котором всегда сохраняются первичные половые клетки, являющиеся основою всех генераций сперматозоидов. В семенниках всех типов и с разными циклами этот пристенный слой построен совершенно однообразно, и весь вопрос только в том, сколь длительный срок в течение года он активен. Если зачатковые клетки выходят из латентного состояния один раз в году, то возникает одна генерация спермиев и с выбрасыванием ее заканчивается нерест; если они дают дополнительные генерации весной и даже летом, то нерест принимает характер растянутого, порционного и даже как бы непрерывного в течение более или менее длительного периода (например в течение всего лета, как у сома). В естественных условиях активность первичных половых клеток специфична для семенников с определенным циклом, что и является в каждом случае твердо установившимся адаптивным признаком того или иного вида, не зависящим от внешних условий. Вызвать их к активности в другое время года или, наоборот,— подавить (а тем, стало быть, изменить цикл семенников в целом),— нам кажется вполне возможным, но это уже связано с изменением внутренних факторов, регулирующих деятельность половых желез. Найти пути к управлению этими внутренними факторами является задачей дальнейших работ, выходящих за пределы сравнительно-эмбриологических наблюдений и требующих эксперимента.

Выводы

1. Семенники сома, как это типично для костистых рыб, представляют собою парную железу, но внешний вид их чрезвычайно своеобразен: они очень уплощены и имеют вид двух пластинок.

2. Годовой цикл семенников состоит из двух периодов: периода нереста (конец мая, июнь) и периода регенерации (июль — апрель).

3. Характерной особенностью цикла является резкая трансгрессия обоих периодов, длительность сохранения в семенниках спермы (даже после окончания нереста) и постепенность ее выделения.

4. С точки зрения цитологической спермато- и спермиогенез имеют все те же черты и особенности, как и у других рыб.

5. Особенностью сперматогенеза во времени (на протяжении цикла) является его непрерывность в течение весны, лета и осени, благодаря чему все время продуцируются новые генерации спермиев.

6. По характеру нереста сом должен быть отнесен к рыбам с поздним и растянутым нерестом; в этом отношении он стоит на одной параллели с сазаном у карповых рыб и ершом у окуневых, с той только разницей, что у последних сперма выбрасывается порционно, а у сома постепенно.

7. Шкала зрелости сома может быть представлена хорошо выраженными IV, V, VI и VII стадиями. Стадии VIII, II и III выпадают благодаря сильной трансгрессии периодов нереста и регенерации семенников.

Литература

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. II, Ленинград, 1933.—2. Константинов К. Г., Нерест сома, Зоологический журнал, т. XX, вып. 4—5, 1941.—3. Кулаев С. И., Наблюдения над изменением семенников речного окуня (Perca fluviatilis L.) в течение годового цикла, Русский зоологический журнал, т. VII, вып., 3, 1927.—4. Кулаев С. И., Зачатковые клетки в семенниках половозрелого речного окуня (Perca fluviatilis L.), Русский зоологический журнал, т. VIII, вып. 3, 1928.—5. Кулаев С. И., Годовой цикл и шкала зрелости половозрелой плотвы (Rutilus rutilus L.), Записки Болшевской биологической станции, вып. 11, 1939.—6. Кулаев С. И., Годовые циклы шкалы зрелости семенников некоторых видов костистых рыб и их сравнительно-эмбриологический и промысловый анализ, М., 1939. Рукопись в библиотеке НИИЗ МГУ. (В этой работе приведена полная библиография и дана общая сводка литературы по строению и циклам семенников костистых рыб по 1939 г. включительно.)—7. Манкевич Э. М., Сом (Silurus glanis L.) Дагестанского района, Бюллетень Всекаспийской научно-рыбохозяйственной экспедиции, вып. 5—6, Баку, 1932.—8. Сабанеев Л., Рыбы России, III изд., 1911.—9. Фортунатова К. Р., Сом (Silurus glanis L.) Азербайджана. Бюлл. Всекаспийской научно-рыбохозяйственной экспедиции, вып. 5—6, Баку, 1932.

STRUCTURE AND DEVELOPMENTAL CYCLE OF TESTES IN SEXMATURE CATFISH (SILURUS GLANIS L.)

S. I. KULAEV

Department of Embryology at the State University, Moscow

Summary

1. As it is typical of Teleostei, the testes of Silurus glanis L. represent a paired gland, but their external appearance is rather peculiar; they are much flattened and look like two plates.

2. The year-cycle of the testes consists of two periods: the period of sprawning (end of May, June) and the period of regeneration (July — April).

3. The distinctive feature of the cycle consists in a sharp transgression of the two periods, the period of storage of the sperm in the testes (even after the sprawning has been completed) and its gradual discharge.

4. Considered from the cytological point of view, the spermato- and spermiogenesis do not differ from those in other fish.

5. The spermatogenesis is characterized in time (within the cycle) by being continuous throughout spring, summer and autumn, owing to which new generations of sperms are continuously produced.

6. According to the mode of sprawning, the catfish should be referred to fishes having a late and rather protracted sprawning period. In this respect it may be campared with the carp among the Cyprinidae and the ruff among the Percidae, the only difference being that in the latter the sperm is ejaculated by portions, whereas in the catfish it is ejected gradually.

7. The scale of maturity of the catfish may be illustrated by well pronounced stages IV, V, VI and VII. The VIII, II and III stages drop out because of the strong transgression of the periods of sprawning and regeneration of the testes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

ЗАМЕТКИ ОБ ЭКОЛОГИИ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОМ ЗНАЧЕНИИ ВОРОБЬЕВ (PASSER DOMESTICUS BACTRIANUS ZAR. ET KUDASCH. и PASSER MONTANUS PALLIDUS ZAR.) В ЮЖНОЙ ТУРКМЕНИИ

А. Н. ФОРМОЗОВ

Институт зоологии Московского государсгвенного университета

1. Введение

В средней и северной полосе СССР домовый воробей (P. domesticus) и полевой воробей (P. montanus) представляют типичных синантропов, строго приуроченных к культурному ландшафту и населенным пунктам человека. Среди мелких «зерноядных» птиц оба эти представителя семейства ткачиков (Ploceidae) играют незначительную роль, так как в средней и северной полосе СССР количественно резко преобладают вьюрки (Fringillidae). Совсем иное в Средней Азии, особенно на юге Туркмении. Здесь уже сильно сказывается близость тропиков — родины ткачиковых. Количество видов воробьев в Туркмении равно 8, число подвидов тоже значительно больше, чем у соответствующих видов в центральных частях СССР. Некоторые виды воробьев, свойственные Туркмении, мало или совсем не связаны с культурным ландшафтом, а вся группа в целом распределена на юге значительно шире и населяет самые разнородные биотопы. В итоге представители семейства Ploceidae по числу особей в равнинной Туркмении явно преобладают над Fringillidae. Домовые воробьи Туркмении часто собираются стаями в десятки тысяч особей и, нападая на культурные растения, наносят очень чувствительный ущерб сельскому хозяйству этой республики.

В экологии воробьев Туркменской ССР так много интереснейших черт и сельскохозяйственное значение их так велико, что невольно возникает упрек по адресу местных орнитологов, не давших еще ни одной специальной работы на эту тему. Мои довольно беглые наблюдения над домовыми и полевыми воробьями крайнего юга советской Средней Азии собраны за период с 18 декабря 1941 г. по 19 августа 1942 г. Материалы, касающиеся полевого воробья, собраны преимущественно в Ашхабаде. Наблюдения над домовым воробьем проведены в окрестностях Ашхабада и в оазисе Пенде (по течению р. Мургаба от города Тахта-базар до плотины Султан-бент).

2. Полевой воробей (P. montanus pallidus Zar.)

В отличие от обыкновенных полевых воробьев (P. montanus montanus L.), обитающих в средней полосе СССР, полевые воробьи Туркмении (P. montanus pallidus Zar.) редко встречаются в мелких селениях, аулах и островках древесных насаждений, расположенных у воды, явно предпочитая города. В последних туркестанские полевые воробьи как бы заменяют домового воробья, который в Туркмении более обычен в

небольших селениях и диких местообитаниях, а в городах селится изредка и лишь небольшими колониями. В Ашхабаде полевой воробей — оседлая, крайне многочисленная, назойливая и вредная птица. Мягкая, почти бесснежная зима, обилие садов и водопоев в черте города, отсутствие конкуренции со стороны более сильного P. domesticus делают Ашхабад местом, очень благоприятным для жизни P. montanus. (Домовый воробей появляется в Ашхабаде только весной, на время гнездования, и заселяет преимущественно окраины города, например аул Кеши и др.). Улицы и дворы Ашхабада заселены полевым воробьем с плотностью в 4—5 раз большей, чем плотность домовых воробьев в крупных городах средней полосы СССР. Зимой 1941/42 г. в каждом дворе, имеющем сад, иными словами — через каждые 100—150 м, держалась стайка в 35—80 особей. Часы дневного отдыха такие стайки проводят в кучах хвороста, в живых изгородях и садовых беседках, опутанных виноградом. В холодное время года ночуют поодиночке или парами в щелях и пустотах глинобитных сараев, за наличниками окон и в других подобных укрытиях, летом — в кронах деревьев. Зимой кормятся на дорогах зернами из навоза, расхищают корм у домашних птиц и летают собирать пшеницу на перевалочные пункты железной дороги. Каждая стая совершенно оседла и занимает участок с радиусом от одной-двух до нескольких сотен метров. С конца декабря 1941 г. я следил за стайкой в 35 особей, избравшей пристанищем садик того дома, где я жил. В этой стайке был один воробей с частичным альбинизмом. Число особей в стайке оставалось неизменным до начала гнездования, а белокрылый воробей ежедневно появлялся на местах отдыха и кормежки стаи по 19 августа 1942 г.— день моего отъезда из Ашхабада.

Население Ашхабада и других городов Туркмении много времени проводит на открытом воздухе, вне стен жилищ. В этих условиях полевые воробьи привыкают к постоянной близости людей и вещей домашнего обихода. Естественно, что P. montanus pallidus ведет себя более смело, назойливо, менее боится людей, чем домовый воробей и, тем более, полевой воробей средней полосы. Поэтому выставляемые в садах пугала, развешиваемые на деревьях и виноградных лозах тряпки, бумажные ленты и другие меры отпугивания воробьев не дают должного эффекта. Я часто видел, как ашхабадские полевые воробьи группами прилетают на только что накрытый стол и, не пугаясь людей, находящихся в 1—2 метрах от них, клюют пищу из тарелок, пьют воду из пиал и чашек. При этом птицы нередко садятся прямо на посуду или ее содержимое. Некоторые воробьи систематически пьют воду из умывальников, расположенных вне комнат, и пытаются купаться в любой подходящей для этого посудине, наполненной водой.

Эти факты имеют особое значение, если учесть возможность переноса на ногах и клюве воробьев кишечных инфекций человека, для чего имеются все предпосылки, так как P. montanus pallidus много прыгает по земле, посещает места, загрязненные нечистотами, и кормится на фекалиях. Летом 1942 г. я неоднократно видел на окраинных улицах Ашхабада полевых воробьев, выклевывающих непереварившиеся ягоды винограда из жидких фекалий человека. В условиях юга летние кишечные инфекции (дизентерия и др.) могут получать острое течение и широкое распространение; борьба с ними требует от эпидемиологов весьма напряженной работы. При исключительном обилии воробьев в Туркмении, их большой подвижности и тесном контакте с человеком этот вопрос может иметь существенное значение, тем более, что роль воробьев в распространении инфекций и инвазий домашних птиц уже установлена и доказана (в т. I «Частной патологии и терапии домашних животных» Ф. Гутира и И. Марек есть указания на рассеивание воробьями холеры кур, оспы, дифтерии домашних птиц и т. п.).

Значительную роль полевые воробьи играют и в хозяйстве городского населения Туркмении. Большинство городов Туркменской ССР расположено среди пустынь и представляет собой замечательные зеленые оазисы, существующие за счет широкого использования воды, проведенной издалека. Каждое дерево, каждая грядка в этих условиях требуют тщательного ухода и постоянного полива. Поэтому свободные участки земли во дворах и садах, если их возделывают, занимают только под культурные растения. Сорняков в огородах мало — для них не хватает воды и других необходимых условий. Тысячи полевых воробьев, в течение круглого года собирающие корм в черте города, неизбежно должны бо̀льшую часть пищи получать от растений, выращенных человеком на земле, отвоеванной у пустыни. Эта деятельность воробьев нередко ведет к гибели растений или к значительному снижению урожая. Приведу мои заметки о питании полевых воробьев Ашхабада в хронологическом порядке, как они записаны в дневнике:

16.II. Набухли и начали раскрываться цветоносные почки карагача (Ulmus foliaceae Gilibert). 24.II заметил, что полевые воробьи кормятся на них целыми днями; под деревьями — множество оторванных и поврежденных почек. Из-за временного похолодания цветение карагача затянулось до половины марта. В течение всего этого периода воробьи поедали его цветы. 26.II и 1.III в центре города вместе с воробьями кормились почками пустынные вьюрки (Rhodospiza obsoleta). 14.III, когда карагач почти везде отцвел, я видел стайку воробьев, подбиравших на земле сухие пыльники, которые раньше были сброшены птицами на землю. Муравьи собрали пыльники в кучку около хода в подземные постройки и создали своего рода «кормушку» для воробьев. С 8.III множество полевых воробьев кормится по садам, расклевывая набухшие цветочные почки кураги (абрикоса). Когда почки раскрылись и началось цветение, полевые воробьи стали обрывать цветы, выклевывая полностью или частично завязь и нектарники. Массовая кормежка воробьев на цветущих плодовых деревьях в Ашхабаде продолжалась до 25—31.III. Во многих садах на время цветения были вывешены пугала, однако нападения воробьев продолжались, и земля под деревьями как снегом покрылась сплошным слоем белых цветов.

15.III наблюдал расклевывание воробьями цветущих почек алычи; под небольшим деревцом число уничтоженных почек достигало 15—20 на каждый квадратный метр земли, укрытый кроной. В этот же день я заложил в саду под кроной двух молодых абрикосовых деревьев две площадки по 0,5 м² для подсчета поврежденных воробьями почек и цветов. Осмотр площадок продолжался до 31.III. За первые шесть дней наблюдений на площадках оказалось 85 уничтоженных почек на 1 м². За десять дней цветения (затянувшегося из-за холодов) воробьи сбросили 306 разорванных и поврежденных цветов абрикоса на 1 м². Учитывая, что деревца, взятые под наблюдение, имели слабо развитые и мало ветвистые кроны, приведенные цифры нужно считать достаточно высокими. Общее мнение владельцев садов,— что полевые воробьи сильно снижают возможные урожаи фруктов в городских садах, истребляя множество цветочных почек и цветов. В больших садах, удаленных от построек, удобных для гнездования полевых воробьев (город Иолотань и др.), эта вредоносная деятельность воробьев не играет заметной роли.

14.IV. С момента появления зелени на деревьях и кустах часто вижу воробьев, обрывающих листья; этим нападениям подвергаются и огородные растения на «картах». Под стенами сараев, в которых гнездятся воробьи, нахожу обрывки листьев шелковицы, розы, петрушки, кресс-салата и др. Несколько дней назад воробьи выбрали большую часть семян лоби из свежего посева на нашем огороде. На некоторых участках, засеянных в конце марта редиской и особенно луком, семена и ростки прорежены воробьями настолько, что придется посев повторять.

20.IV. Во дворе нашего дома на «карте», засеянной фасолью, все молодые ростки, выбившиеся из земли, объедены воробьями. Произведен повторный посев.

20—23.IV. За последние дни воробьи начисто объели все мелкие ростки капустной рассады. Уже около двух недель они непрерывно выщипывают всходы лука; на «карте», засеянной последним, очень много плешин, лишенных всходов. Продолжается ощипывание листьев укропа, петрушки, моркови, оставленных на семена, и листьев плодовых деревьев. Нужно заметить, что воробьи ощипывают зелень не только для еды, но и для устройства гнезд. Три гнезда в щелях сараев, осмотренные мной, кроме ниток, тряпочек и бумаги, состояли из множества зеленых, хорошо засушенных листьев огородных растений.

21.IV. С целью учесть интенсивность истребления семян огородных растений я разбросал поздно вечером 200 семян редиски на 4 площадках по 0,25 м² каждая (по 50 семян на площадку). Первый осмотр днем 22.IV показал, что только на одной площадке осталось 5 семян редиски, на остальных они были съедены полностью. Таким образом, менее чем за сутки воробьи уничтожили 97,5% довольно мел-

ких, буроватых, т. е. сравнительно мало заметных семян, разбросанных открыто на огородном участке. Это показывает, что при плохой заделке семян воробьи могут в короткий срок истребить значительную часть посевного материала.

В конце мая — начале июня полевые воробьи Ашхабада истребляли ягоды шелковицы. Сильно пострадала редиска, оставленная на семена: на нашем огороде было съедено более 50% семян, причем полностью оказались истребленными крупные подсохшие стручки верхней части растений.

С первых чисел июля отмечены ощипывание листьев у подсолнухов и нападения на его недозревшие семена.

С 25.VI внимание воробьев привлекают созревающие грозднья винограда. 4.VII подсчет ягод на отдельных зрелых кистях иранского черного кишмиша показал, что уже уничтожено 22% урожая. Воробей расклевывает верхушку плода и через образовавшееся отверстие выщипывает мякоть; кожица остается висеть при кисти. Осыпавшиеся на землю поврежденные плоды отчасти поедаются воробьями и, в меньшей степени, горлицами (Streptopelia cambayensis Gmel.) и муравьями. К 6.VII отдельные грозднья винограда в нашем садике были объедены на 100%. С первых дней августа воробьи начали расклевывать ягоды крупного позднего винограда.

В литературе существуют указания, что некоторые мелкие птицы поедают сочные плоды из-за недостатка питьевой воды. В нашем случае дело обстояло иначе, так как нападению воробьев подвергались только зрелые сахаристые плоды при наличии постоянного водопоя в 10 м от крайних виноградных лоз. Очевидно, виноград привлекает полевых воробьев как источник сахара; по этой же причине повреждаются и нектароносные части цветов плодовых деревьев. Так как отпугивание воробьев от винограда требует большой затраты времени, в Ашхабаде для сокращения потерь урожая прибегают к надеванию матерчатых и бумажных мешочков на самые крупные грозднья. Кроме того, срезают виноград возможно раньше, до наступления полной зрелости. В половине июля, кроме полевых воробьев, на винограде в черте города кормились одиночные буланые вьюрки (Rhodospiza obsoleta) и небольшие стайки Passer domesticus. Там, где на городских участках имелись джугара и кукуруза, полевые воробьи выклевывали недозревшие зерна этих растений.

Таким образом, с ранней весны и, очевидно, до конца вегетационного периода полевые воробьи непрерывно нападают в садах и огородах на разнообразнейшие растения, поедая почки, посеянные зерна, всходы, зеленые листья, цветы, зрелые и незрелые плоды. Там, где полевых воробьев много,— они в Туркмении настоящий бич растениеводства.

Количество насекомых, истребляемых воробьями, сравнительно невелико, так как даже молодых птенцов они кормят смешанной пищей, доставляя им и насекомых и семена культурных растений.

В конце июля полевые воробьи нередко охотились за прусиками (Caliptamus italicus), появившимися в городе при миграции, вызванной выгоранием растительности на холмах, расположенных к югу от Ашхабада. В июле и августе старые птицы регулярно осматривали ветви и листву плодовых деревьев и виноградных лоз в поисках насекомых. О пище птенцов P. montanus pallidus в условиях города дают представление протоколы вскрытия молодых, взятых из гнезд 26.VII—17.VIII:

Протокол № 1. 26.VII. Оперенный, перепархивающий птенец, вес 19 г. В желудке: 2 гусеницы пяденицы, 4 личинки мух, голова наездника, хитин жуков; 1 очищенное семя подсолнуха, 2 зерна джугары, оболочка ягоды винограда, зелень огородных растений.

Протокол № 2. 2.VIII. Слепой, голый птенец, вес 2 г. Части 2—3 зерен ячменя (взятых из кормушки кур).

Протокол №№ 3, 4, 5, 6, 17.VIII. Четыре голых птенца из одного гнезда, весом примерно от 2 до 10 г.

В желудке (протокол № 3): части 5 зерен пшеницы, 1 зерно джугары, несколько мелких семян сорняков, хитиновые части мелких насекомых (в том числе надкрылья божьей коровки).

В желудке (протокол № 4): зерно пшеницы, растительные волокна, хитиновые части жуков.

В желудке (протокол № 5): зерно пшеницы, 2 недозрелых зерна джугары, 4 гусеницы Geometridae, 1 небольшая волосистая гусеница, чешуйки хлебных злаков.

В желудке (протокол № 6): мелкие хитиновые остатки.

Размножение у полевых воробьев в Ашхабаде начинается очень рано. Отдельные пары начали носить гнездовой материал еще 19.II, а

26/II наблюдались всюду схватки из-за удобных для гнездования мест. Под моим наблюдением был участок (двор и сад) примерно в 1 500 м², окруженный глинобитными сараями и т. п.; летом 1942 г. на нем гнездилось 8 пар полевых воробьев. В период 15—25.III шло спаривание, а 25—26.III еще продолжались драки из-за гнезд. Затем копуляция наблюдалась 10—14.IV, 28.VI—2.VII, 26.VII и 2/VIII. (Надо заметить, что с 10.V по 23.VI я был на Мургабе и в этот период, вероятно, пропустил еще один цикл размножения.) 14.VIII и 16.VIII я нашел разбитые свежие яички, потерянные самками на месте ночлега. Несомненно, что полевые воробьи в Туркмении выводят несколько раз за период гнездования, длящийся не менее 6 месяцев (март — август). Молодые, начавшие самостоятельную жизнь, соединяются в большие стаи и держатся ближе к посевам и окраинам города. С наступлением жаркого времени число гнездящихся пар сократилось; в половине августа из 8 пар на моем участке держались у гнезд и кормили молодых только две пары. Величина кладки, повидимому, меньше, чем у наших полевых воробьев. Так, 26.VII я нашел в гнезде 3 яйца (из них 2 раздавленных и одно неоплодотворенное) и 1 птенца (всего 4), а 17.VIII — 4 птенцов. Недавно вылупившийся меньший из этих птенцов был в 5 раз легче самого крупного (см. рисунок). У последнего уже хорошо обозначились птерилии в виде темных полос с закладками перьев. Такие отличия в возрасте птенцов бывают при условии насиживания, начинающегося тотчас после откладки первого яйца. Эта особенность свойственна многим дневным хищным птицам, совам, цаплям, а у воробьиных отмечена только в Арктике (Т. Н. Дунаева, В. И. Осмоловская in litter.). В отношении особенностей насиживания у ашхабадских воробьев, гнездящихся под глинобитными крышами, где летом температура не бывает ниже 35—39°, можно допустить две возможности: 1) насиживание начинается немедленно после откладки первого яйца, чем предотвращается перегревание, возможное при сильной инсоляции крыши, или 2) насиживание начинается в обычные для воробьев сроки, т. е. после окончания кладки, но эмбрионы в отложенных яйцах под влиянием высоких температур воздуха начинают развиваться независимо от действий птицы наседки. Решить этот вопрос можно только при специальном изучении микроклимата гнезд и поведения воробьев-наседок.


Два птенца полевого воробья из одного гнезда. 17.VIII.1942. Ашхабад

3. Туркестанский домовый воробей

(Passer domesticus bactrianus Zar. et Kudasch.)

Бо̀льшая часть Туркмении заселена воробьями, принадлежащими к этому подвиду. В гнездовое время P. d. bactrianus наводняет пригодные для него биотопы, но осенью и зимой отсутствует, так как, в отличие от домового воробья Европейской части СССР, совершает правильные сезонные перелеты. Оседлые домовые воробьи, относящиеся уже к другой географической расе (Passer domesticus persicus Zar. et Kudasch.), в Туркмении населяют крайнюю южную полосу Атреку, вдоль границы с Ираном. По численности туркестанский домовый воробей стоит на

одном из первых мест среди самых многочисленных птиц Туркмении, а в ряде районов преобладает над всеми мелкими видами воробьиных. 8.VI.1942 г., сплывая на лодке по р. Мургабу, близ аула Сары-чока я отметил за 3 часа наблюдений (9 час. 30 мин.— 12 ч. 30 мин.) следующих птиц, державшихся в тугайных рощах, по глинистым обрывам реки и по окраинам песчаных холмов:

Домовой воробей	много сот штук	Коршун	34 шт.
Сорока	120 шт.	Обыкновенный скворец	26 »
Галка	110 »	Обыкновенная пустельга	21 »
Бурый голубь	110 »	Хохлатый жаворонок	16 »
Сизоворонка	61 »	Тювик	9 »
Большая горлица	50 »	Чешуйчатый дятел	5 »
Бухарская синица	39 »	Степной сыч	2 »
Золотистая шурка	35 »		

В начале августа на деревья у ж.-д. станции Геок-тепе собиралось не менее 10 000 воробьев, а близ аула Багир 27.VII на больших деревьях у арыков я насчитал стаю около 15—20 000 особей. Такие скопления не представляют единичных случаев, а отмечаются повсюду в пределах ареала туркестанского воробья. Н. А. Зарудный (1914) отметил в восточной части пустыни Кызыл-кум весьма интенсивный пролет воробьев («они несутся облаками и туманностями»). Повсеместное обилие воробьев — характерная черта фауны предгорий и речных долин всей Средней Азии. На север эта богатая воробьями зона достигает южного и юго-восточного побережья Аральского моря.

Гнездовые станции туркестанского домового воробья весьма разнородны. На Мургабе в небольших аулах и железнодорожных постройках домовый воробей гнездится в равном числе с полевым. В более крупных селениях преобладает последний, но в г. Тахта-базар оба вида одинаково обильны. В Ашхабаде домовый воробей сравнительно малочислен и держится ближе к окраинам. В постройках человека он селится парочками или целыми колониями по щелям глинобитных стен, под застрехами и т. д. Но основная масса P. d. bactrianus занимает летом дикие стации, причем нередко огромные колонии находятся в десятке километров от ближайших аулов. Излюбленная гнездовая стация воробьев — высокие обрывистые берега рек (например Мургаба), изрытые сотнями нор щурок (Merops persicus, Merops apiaster) и ходов, занятых сизоворонками, степными сычами, голубями и т. п. В ближайшем соседстве с десятками пар перечисленных птиц гнездятся сотни пар воробьев. Отвесные стенки выемок железнодорожного полотна, многочисленных ям, служивших помещением для скота в туркменских аулах, наконец вертикальные стенки останцов выдувания, сохранившихся на месте развеянных барханов, одинаково часто дают приют колониям домовых воробьев. Воробьи, гнездящиеся в останцах выдувания, имеют ближайшими соседями хохлатого жаворонка (Galerida cristata magna Hume), вертлявую славку (Scotocerca inquieta Cretzschm.) и других птиц пустыни. Много воробьев селится на деревьях в тугайных лесах по Мургабу, где они либо устраиваются самостоятельно, либо ютятся в пустотах среди строительного материала гнезд коршунов, кваков и т. п. Несколько гнезд коршунов я нашел на засохших тополях, оказавшихся после заполнения Ташкепринского водохранилища среди обширного водоема, на расстоянии 1—0,5 км от ближайших точек берегов. И коршуны и воробьи успешно гнездились в этих необычных условиях, хотя некоторые гнезда оказались всего на 1—2 м выше уровня воды и волны при сильных ветрах, вероятно, почти достигали нижней части построек. Наконец, в одной из котловин между «баирами» — высокими неподвижными пес-

чаными грядами, расположенными у берега водохранилища,— 23.V я нашел странную колонию в 6 пар воробьев, построивших гнезда в низких кустах кандыма (Calligonum) и шаровидных засохших травянистых растениях на высоте 50—80 см от уровня воды. При заполнении водохранилища вода, путем фильтрации через песчаные берега, проникла в эту котловину и образовала небольшое озерко. Кусты, оказавшиеся в воде и засохшие после заливания, привлекли воробьев. Шаровидные их гнезда были хорошо заметны, но мало доступны с берега; последнее, видимо, и послужило причиной выбора места для гнездования. Кладка яиц здесь только еще начиналась (по 1 яйцу в гнезде), тогда как в гнездах больших колоний, занимавших обрывы, по 1—3 яйца я находил уже 8—10 мая. Перечисленные факты указывают на исключительную экологическую пластичность туркестанского домового воробья. Достаточная защита гнезд от хищников и наличие водопоя не далее 1—2 км от колонии — важнейшие условия, обеспечивающие гнездование.

Гнезда домового воробья поражают обилием материала и мощностью стенок, что на первый взгляд мало соответствует температурным условиям мест гнездования. Действительное назначение этого материала — не допускать перегрева яиц и птенцов, так как они часто находятся в неглубоких норках и щелях, расположенных в супесчаных обрывах, обращенных на юг и подверженных сильнейшей инсоляции.

В отличие от среднерусских домовых воробьев — малоподвижных, перелетающих обычно низом и на очень короткие расстояния,— P. d. bactrianus — деятельная, смелая птичка. Стайки их летают быстро и на значительной высоте; одиночные взрослые птицы, отыскивающие корм для птенцов, отправляются на солончаки речной долины, на баиры или орошаемые участки за 1—2 км от гнезда. Способность использовать для гнездования разнородные условия и собирать корм вдали от колоний делает туркестанского домового воробья формой очень гибкой, применяющейся к весьма несходным сочетаниям гнездовых, кормовых стаций и водопоев. Корм для птенцов воробьи отыскивают, прыгая по земле или перебираясь по ветвям кандыма, плодовых и лесных деревьев в ближайших окрестностях мест гнездования. При наличии зерновых посевов за 1—2 км от колонии воробьи группами летают туда кормиться даже в гнездовое время, а по окончании последнего, объединившись в огромные стаи, широко кочуют по культурной полосе, нанося большой ущерб урожаю хлеба и винограда. На узкой полосе поливной пшеницы у ст. Тахта-базар 18.V.1942 г. я насчитал 7 стай воробьев на протяжении 5 км. В каждой стае было по 300—500 воробьев. Кроме этих больших стай, на пшенице кормились десятки стаек по 30—40 воробьев в каждой. В конце мая, когда пшеница созрела и зерна подсохли, воробьев на посевах было меньше, и тем заметнее стало участие желчных овсянок (Emberiza bruniceps) и горлинок (Streptopelia turtur) в истреблении урожая. В окрестностях аула Багир большие стаи домовых воробьев (и в меньшей степени полевых) значительную часть июня кормились на пшенице, но ячменя не трогали.

В июле, после уборки пшеницы, тысячи воробьев стали летать на семенной фарабский лук (сортовой посев) огородно-овощной станции НКЗема Туркменской ССР. Для охраны лука пришлось выставить многочисленных караульщиков. Этот сортовой участок находился близ арыков, обсаженных деревьями, на которых воробьи собирались в полдень и на ночевку. На рассвете 27.VII здесь было не менее 15—20 тыс. птиц, с неописуемым шумом поднимавшихся с ночлега. Стаи состояли из подросших молодых и старых птиц, закончивших гнездование. Имевшуюся по соседству сортовую морковь воробьи не трогали, но нападали на джугару и повреждали верхнюю часть початков кукурузы, имевших слабую или открытую обертку.

Огромные кочующие стаи домовых воробьев посещают и крупные виноградники. В 1942 г. в Геок-тепе были значительные потери урожая винограда, несмотря на наличие караульщиков. По сведениям агронома пос. Первомайского (близ Ашхабада) оба вида воробьев сильно повреждают виноград там, где есть поблизости посевы проса и пшеницы. Около зерновых концентрируются значительные стаи птиц, которые в качестве дополнительного сочного и сахаристого корма поедают виноград. В пос. Первомайском в 1942 г. сильно пострадали от воробьев богарные посевы проса, пшеницы и близлежащие виноградники, тогда как в ауле Безмеин, имеющем обширные виноградники и мало зерновых, вред от воробьев был мало заметен. По р. Аму-Дарье (в Чарджоуской области Туркменской ССР) и по р. Мургабу джугара — культура, особенно привлекающая воробьев; вырастить и собрать ее урожай без охраны невозможно. В оазисе Пенде мне часто указывали, что небольшие изолированные участки джугары вообще уберечь не удается, их урожай обречен на истребление воробьями.

Таким образом, P. d. bactrianus, как птица исключительно многочисленная (что связано с ее высокой экологической пластичностью и значительной плодовитостью), собирающаяся огромными, очень подвижными стаями, концентрирующимися по оазисам, в местах, богатых кормом,— один из серьезнейших вредителей хозяйства сельских мест Туркмении. Два вида воробьев как бы взаимно дополняют друг друга: вредоносная деятельность полевого сосредоточена в городах, а домового — по маленьким аулам, колхозным посевам и виноградникам. Знакомство с экологией домового воробья юга Туркмении приводит к выводу, что именно этот политопный, экологически очень гибкий вид легко мог выделить формы, приспособившиеся к жизни около поселков земледельцев; превратившись в птиц синатропов, эти воробьи расселялись следом за человеком и необычайно расширили свой ареал. Изучение экологии воробьев в странах Средней и юго-западной Азии — близ колыбели земледельческой культуры — может дать много интересного для понимания эволюции форм поведения птиц синатропов.

Заключение

Наблюдения над полевыми воробьями (P. m. pallidus) за период с декабря по август показали, что в течение большей части года они приносят вред в больших городах Туркмении, уничтожая корм кур, семена, всходы, листья, цветы и плоды огородных и садовых растений, загрязняя продукты и питьевую воду, находящуюся на столах вне жилищ человека. P. d. bactrianus — серьезный вредитель поливных и богарных посевов (пшеницы, проса, джугары), а также винограда. Степень вредоносности обоих видов такова, что необходимо, кроме мер отпугивания, разработать приемы истребительных работ. Для уничтожения полевых воробьев, зимой легко «прикармливающихся» к определенным местам, можно рекомендовать автоматические ловушки из проволочной сетки, применяемые в США. Этими ловушками легко вылавливать целые стаи. (Пойманных птиц можно употребить на еду.) Тщательная заделка глиной щелей и пустот, используемых полевыми воробьями для гнездовья, даст возможность сократить число гнездящихся пар. В отношении домовых воробьев, кроме отстрела на посевах и в виноградниках, можно рекомендовать массовый отлов сетями на деревьях, служащих для ночлега, и уничтожение отвесных песчано-глинистых стенок в оврагах и ямах в покинутых аулах, что сократит количество мест, удобных для гнездования этого вида.

NOTES ON THE ECOLOGY OF THE SPARROWS (PASSER DOMESTICUS BACTRIANUS ZAR. ET KUDASCH. AND PASSER MONTANUS PALLIDUS ZAR). AND ON THEIR ROLE IN THE AGRICULTURE OF SOUTH TURCOMANIA

A. N. FORMOZOV

Institute of Zoology of the State University, Moscow

Summary

Observations carried out on field sparrows (P. m. pallidus) within the period from December until August have shown that during the major part of the year the cause damage in big towns of Turcomania: they ravage the seeds, shoots, leaves, flowers and frui.s of garden and truck crops, destroy the feed prepared for the fowl, contaminate human food products and drinking water kept outdoors. P. d. bactrianus is a dangerous pest of crops (wheat, millet) as well as of vinyards. In order to control field sparrows which become readily accustomed to the places where they find food, automatical traps should be recommended made of a wire net. The filling with loam of all the fissures and cavities used up by the sparrows for making their nests will also tend to reduce the number of the nesting couples. In order to get rid of the domestic sparrows one may recommend, aside from shooting them on crops and vinyards, the catching out with big nets on the trees, which serve them as night abodes. One may also recommend to destroy all the sandy or clayey slopes of ravines and holes which are convenient for nesting.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕРОПРИЯТИЙ ПО БОРЬБЕ С МЫШЕВИДНЫМИ ГРЫЗУНАМИ В ЭНЗООТИЧЕСКИХ ОЧАГАХ ТУЛЯРЕМИИ

Н. И. КАЛАБУХОВ

Кафедра эпидемиологии Военно-Медицинской Академии Кр. Армии им. С. М. Кирова

1. Введение

Условия военного времени повлекли за собой в ряде районов нарушение периодики уборки урожая и вызвали увеличение площади залежей. Эта два основных дефекта в системе агротехнических мероприятий имели в свою очередь последствием резкое увеличение численности мышевидных грызунов, их так называемое «массовое размножение». Вместе с тем условия военного времени (использование землянок и блиндажей, настилка соломы на нары, хранение в этих подземных сооружениях пищевых продуктов) в значительной мере увеличили контакт гражданского населения и бойцов с возможными источниками заражения туляремией. В результате прямого заражения от грызунов или инфицированных ими фуража, воды, пищи, в нашей стране среди населения некоторых районов появились заболевания туляремией.

Так как при современном состоянии наших сведений по эпидемиологии туляремии в СССР [21, 41, 42]) является несомненным, что основным резервуаром и распространителем туляремии в природе являются мышевидные грызуны, естественно возник вопрос о проведении эффективных мер борьбы с эпидемической опасностью путем массового истребления грызунов на территории энзоотического очага.

Сплошная очистка территории энзоотического очага от грызунов, являясь наиболее радикальной мерой борьбы с рядом опасных инфекционных заболеваний, представляет большую трудность. Несмотря на то, что в арсенале средств борьбы с грызунами имеется большое число разнообразных и эффективных механических, физических, химических, биологических и агротехнических способов их истребления, система мероприятий по их массовому уничтожению, основанная на учете всего разнообразия их видового состава и условий их существования, применялась до сих пор успешно лишь по отношению к сусликам в степных районах [16, 3, 37, 7]. Истребление мышевидных грызунов является значительно более сложной задачей. Даже при организации этих работ в условиях степных и пустынных районов необходимо учитывать, что «в настоящее время не существует средства, которое уничтожало бы грызунов быстро и во всех условиях, хотя имеющиеся способы, если их использовать в сочетании одного с другим и с обычными полевыми работами, могут привести к избавлению от вредной деятельности грызунов, если они применяются широко, последовательно и эффективно» [8].

Основой мероприятий по борьбе с грызунами и должно являться сочетание различных способов уничтожения их (отравленные приманки, ловушки, газация нор, истребление при распашке, подсев луговых трав) в зависимости от местных условий.

Попытка организовать подобного рода систему мероприятий по борьбе с мышевидными грызунами в условиях степных районов недавно была сделана Н. П. Наумовым. В основу мероприятий им были положены истребительные работы исключительно на «стациях переживания» мышевидных грызунов, т. е. на возвышенных, не затопляемых весенними водами участках степи, а также в зарослях сорняков и кустарников, где обычно переживает к весне наибольшее количество грызунов. Совершенно очевидно, что «стации переживания» составляют лишь небольшую часть территории, на которой грызуны вредят посевам и имеют максимальный контакт с человеком. Тем не менее, по схеме мероприятий, предложенных Н. П. Наумовым, на основных массивах, заселенных грызунами в летне-осенний период, истребительные работы не проводятся. Несомненно, что проведение работ по истреблению грызунов только на «стациях переживания», теоретически обоснованное для межэпизоотического периода, является совершенно недостаточным при организации практических мероприятий с целью снижения причиняемого грызунами вреда посевам и вызываемой ими эпидемической опасности, когда необходимо уменьшить численность грызунов на всей заселенной ими территории в кратчайший срок.

Тем не менее Н. П. Наумов выражает эту ошибочную точку зрения и в одной из своих последних работ [28]. Здесь он также подчеркивает, что «систематическое истребление мышей» (курганчиковых) («вылавливание, затравливание») нужно производить лишь «в годы минимальной численности в стациях переживания». Этот взгляд — несомненное движение по линии наименьшего сопротивления и прямой отказ от борьбы с грызунами именно там и тогда, когда их большая численность не только угрожает урожаю, но и может повлечь за собой распространение таких опасных инфекций, как туляремия и чума. Мы же, считая вместе с некоторыми зоологами [34, 36, 8], что «массовое размножение» может быть результатом самых разнообразных изменений во внешней среде, ведущих в основном к снижению обычно крайне высокой смертности грызунов, происходящих не только в результате климатических сдвигов, но и крайне часто вследствие нарушения правильной периодики агротехнических мероприятий [17, 18], имеем все основания утверждать, что контроль численности грызунов вполне осуществим лишь при непрерывном и повседневном проведении борьбы с ними. Особенно очевидна необходимость организации этих мероприятий в условиях военного времени, когда уничтожение грызунами урожая и распространение ими инфекционных заболеваний могут повлечь за собой настоящие бедствия.

Нельзя, конечно, не учитывать больших трудностей, возникающих при организации истребительных работ в условиях туляремийных очагов нашего Союза, и особенно в его средней полосе. В степных и пустынных районах сравнительное однообразие условий существования грызунов позволяет ограничиться для осуществления поставленной задачи сочетанием небольшого числа различных способов борьбы с ними. При заселении же ими местообитаний, резко отличимых по своему характеру (как, например, поля, лесные и луговые участки), требуется значительно более дифференцированный подход к работам по сплошной очистке. Условия военного времени, связанные с дефицитом рабочей силы, несомненно требуют создания новых организационных форм для обработки обширных пространств средних и южных областей нашего Союза, угрожаемых по туляремии.

Исходя из всех этих предпосылок, один из отделов Научно-исследовательского испытательного санитарного института Красной Армии, позднее объединенный с кафедрой эпидемиологии Военно-Медицинской академии Кр. Армии им. С. М. Кирова, в течение полутора лет (с августа 1942 г. по декабрь 1943 г.) проводил опытные работы в туляремийных очагах, как на полях одного из колхозов средней полосы Европейской части СССР, так и в условиях населенных пунктов, землянок, блиндажей и траншей, в лесостепной и лесной зоне. Целью этих работ было на основе анализа особенностей образа жизни некоторых видов грызунов испытать и отобрать из существующих средств борьбы с ними наиболее эффективные и доступные для применения в настоящее время.

2. Основные эпидемиологические предпосылки

При проведении мероприятий по борьбе с грызунами необходимо прежде всего помнить, что удельный вес различных видов в распространении туляремии весьма не одинаков, как вследствие особенностей их распространения и неодинаковой их численности, так и вследствие различной степени их контакта с человеком. На схеме (рис. 1) мы характеризуем пути циркуляции туляремийной инфекции от грызунов к человеку как для осенне-зимнего периода, так и при возникновении имеющих место лишь летом трансмиссивных вспышек, при которых распространение туляремии осуществляется в основном через кровососущих двукрылых (комары и слепни). Остановимся на одном важном звене этой эпидемиологической цепи — на роли водяных крыс (Arvicola terrestris L.) в распространении туляремии. Именно заражение людей от водяных крыс при их отлове с промысловыми целями вызвало первые вспышки туляремии в нашем Союзе. Характерно, что и сейчас заболевания других видов грызунов (полевок) и людей в средней полосе СССР также локализованы почти исключительно на побережье рек; на расстоянии нескольких десятков километров от них число заболевших обычно весьма невелико [1]. Наконец несомненно, что водяная крыса, видимо, играет важную роль в трансмиссивных вспышках, являясь резервуаром инфекции для двукрылых.

В связи с этим самым радикальным способом борьбы с туляремией явилось бы несомненно истребление не только мелких мышевидных грызунов (мышей и полевок), но и водяных крыс. Однако передвижение их по рекам на расстояния до нескольких сот километров, как с плавучими льдами во время ледохода, так и на стволах деревьев весной и летом, делает борьбу с водяными крысами мало целесообразной, так как даже успешное истребление их в пределах какой-то пораженной туляремией зоны быстро сводится на-нет заселением ее новыми пришельцами.

Ввиду отсутствия промысла, в настоящее время прямой контакт этого вида с человеком может осуществляться лишь в относительно редких случаях. Летом и осенью 1942 г. такие исключительные условия все же создались в ряде районов: в Кировской области мы обнаружили обилие водяных крыс под копнами сена и скирдами ржи, контакт этих грызунов и человека на полях отметил в Омской области зоолог Иса-

---

[1] О значительно большей зараженности грызунов, обитающих по берегам водоемов, также говорят интересные данные Карпова, Комаровой и Серединой [21]. Зараженность ондатры составляла 2,01% и водяных крыс 1,83%; полевок-экономок, встречающихся также и на более сухих местах,—1,37%; наконец, стадных полевок, широко распространенных не только на берегах водоемов, но и на лугах и полях,—всего 0,21%, т. е. в 9—10 раз меньше, чем ондатры и водяной крысы.

ков, и, наконец, под Москвой этот грызун проникал в овощехранилища и погреба, а также изредка встречался на полях, около скирдов и

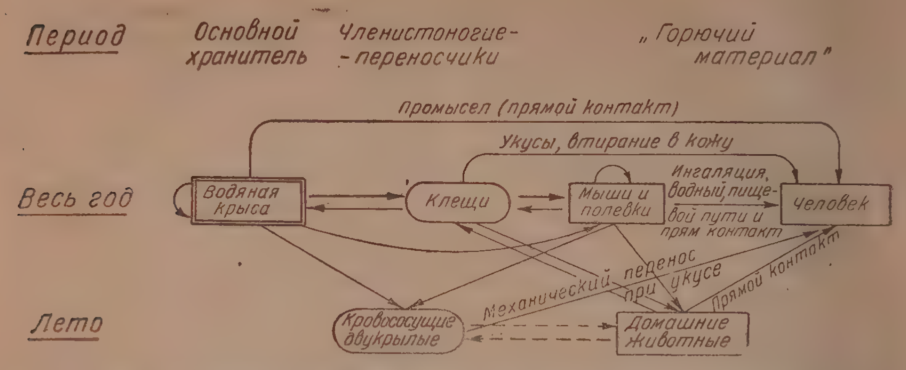


Рис. 1. Схема циркуляции инфекции для очагов туляремии средней полосы СССР. —→ известный путь передачи инфекции, - - → возможный путь передачи инфекции

крестцов зерновых культур, а единицами и в скирдах. В подавляющем же числе случаев все вспышки туляремии в осенне-зимний период связаны с контактом человека с другими видами грызунов — именно с по-

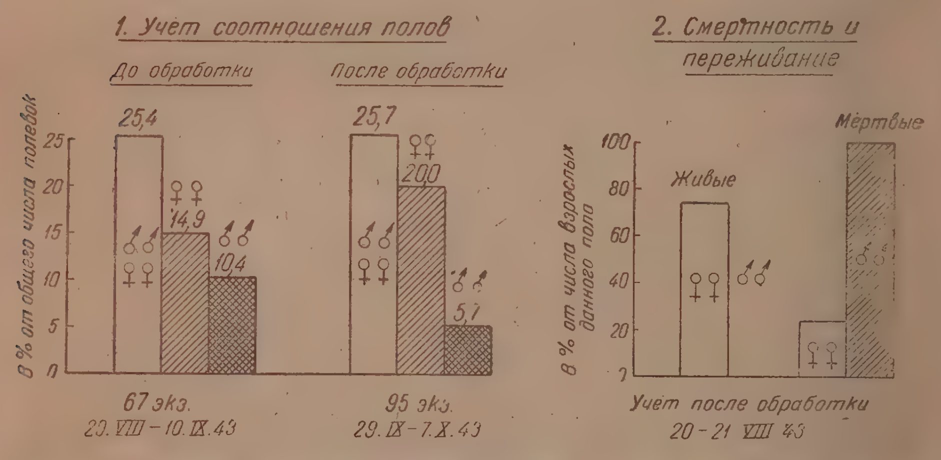


Рис. 2. Переживание половозрелых самок Microtus arvalis при обработке участка отравленной приманкой

левками и мышами, получающими эту инфекцию от водяных крыс. Контакт обыкновенных полевок (Microtus arvalis Pall.) в Европейской части СССР и стадных полевок (Stenocranius gregalis Pol.) в Западной Сибири с водяными крысами на лугах является видимо крайне важным звеном в этой эпидемиологической цепи. В свою очередь на полях, в скирдах, и наконец, в населенных пунктах обыкновенная полевка инфицирует как человека, так и других мышевидных грызунов и в особенности домовую мышь (Mus musculus L. и M. musculus hortulanus Nordm.), тем самым создавая условия для дальнейшего распространения заболевания среди грызунов и людей. С этими видами мышевидных грызунов, являющимися прямым источником инфекции для человека, и необходимо своевременно и в нужном масштабе организовать борьбу (рис. 1).

3. Условия испытания и отбора различных средств борьбы с мышевидными грызунами

Для осуществления поставленной задачи мы провели в течение осени и зимы 1942/43 г. и осени и зимы 1943 г. целый ряд опытных работ в самых разнообразных условиях. Прежде всего некоторые из приемов борьбы с полевками и мышами были испытаны нами в одном из колхозов. Здесь на полях озимых и яровых культур, на клеверищах и в населенном пункте был испытан ряд наиболее доступных и простых механических и химических способов борьбы с грызунами в период уборки урожая, обмолота и, наконец, зимой при наличии снежного покрова. Всего было проведено несколько очередей опытных работ:

А. Осенью и зимой 1942/43 г.

1) 29.VIII—2.IX.1942 — истребление грызунов раскопкой во время уборки урожая озимых;

2) 29.IX—6.X.1942 — то же, яровых;

3) 27.X—10.XI.1942 — испытание ряда отравленных приманок на полях и истребление грызунов в скирдах при обмолоте;

4) 23—28.II.1943 — обработка отравленными приманками посевов и истребление механическими и химическими способами в населенном пункте.

Б. Осенью и зимой 1943 г.

5) 17—19.VIII.1943 — обработка отравленной приманкой посевов озимых (рожь);

6) 8—2.IX.1943 — обработка отравленной приманкой посевов яровых (овес и пшеница);

7) 5—6.X.1943 — обработка отравленной приманкой посевов яровых (овес, гречиха, клевер) и залежи;

8) 2—4.XI.1943 — повторная обработка отравленной приманкой посевов озимых и яровых;

9) 14—17.XII.1943 — обработка отравленной приманкой скирдов.

Необходимо указать, что в то время как работа осени — зимы 1942/43 г. ставила своей задачей целесообразно сочетать различные, наиболее доступные способы борьбы с грызунами, обработка участков осенью 1943 г. исключительно отравленной приманкой была организована с целью выяснения эффективности применения исключительно одного этого средства в борьбе с грызунами.

Затем мы провели в большом масштабе испытание целого ряда механических и химических способов борьбы с грызунами в расположениях воинских частей на оборонительных рубежах: 1) 2—8.XII.1942 — в степной зоне (берег р. Дона) — в условиях глинобитных строений в населенном пункте; 2) 27.XII—3.I.1943 — в зоне лесо-степи (берег р. Оки) — в условиях блиндажей и землянок, траншей и ходов сообщений, расположенных среди посевов и луговых участков; 3) 31.I — 8.II.1943 — в зоне смешанных лесов (берег р. Волги) — в условиях землянок и блиндажей, траншей и ходов сообщения, расположенных как среди леса, так и на месте бывших населенных пунктов.

Некоторые из испытанных и предложенных нами способов на основе составленной нами в ноябре 1942 г. и позднее дополненной «Инструкции по борьбе с мышевидными грызунами в осенне-зимний период» при-

менялись в еще более широком масштабе как в этих, так и в других соединениях уже силами специальных групп, отрядов или бойцов различных подразделений. Результаты этих опытных и практических работ позволяют нам предложить нижеследующие основы системы мероприятий по борьбе с мышевидными грызунами, как основного средства профилактики туляремии, исходя из конкретных условий настоящего времени.

Мы считаем необходимым проводить основные истребительные мероприятия против грызунов в осенне-зимний период, т. е. именно тогда, когда их численность наиболее значительна, а контакт с человеком наиболее тесен. В этот период отсутствие борьбы с грызунами может повлечь за собой не только большой экономический ущерб, но и распространение опасных заболеваний, а борьба с грызунами может осуществляться более легко и эффективно. Прежде всего именно в это время наиболее удобно сочетать борьбу с грызунами с проведением текущих агротехнических мероприятий. Истребление грызунов на посевах раскопкой одновременно с уборкой урожая с полей, уничтожение их при распашке полей под зябь и при обмолоте, окапывание скирдов канавами с ловчими ямами, наконец обработка посевов после уборки урожая отравленными приманками — вот примеры целесообразного сочетания истребительных и агротехнических мероприятий, которые делают этот период года наиболее благоприятным для борьбы с грызунами. Наступление холодов и снегопад также облегчают проведение борьбы с грызунами. Именно в этих условиях нужно широко использовать отравленные приманки, в то время как в весенний и летний периоды при высокой температуре, снеготаянии или в сырую погоду яды быстро растворяются или входят в почву, а приманки обезвреживаются. На снегу по входам в норы и следам крайне легко обнаружить места зимнего скопления грызунов. Кроме того зимой для защиты скирдов, ходов, землянок, блиндажей и других сооружений от грызунов можно широко использовать снежноледяные стенки. Наконец, и это обстоятельство является крайне важным, истребительные работы в осенне-зимний период могут быть наилучшим образом проведены без ущерба для текущих агротехнических мероприятий в условиях колхозов и совхозов ввиду уменьшения объема полевых работ в это время. Несомненно, ряд мероприятий (например истребление грызунов при распашке, выжигание сорняков, уничтожение старых скирдов) следует проводить и в весенне-летний период, но в основном именно осень и зима являются временами года, позволяющими наиболее эффективно осуществлять борьбу с мышевидными грызунами. Напомним и то, что борьба с мышевидными грызунами ранней весной всегда затруднительна вследствие крайней неравномерности их распределения в этот период, требующей тщательного обследования всей подлежащей обработке территории. В летний период борьба с мышевидными грызунами на посевах недопустима из-за возможности повредить растениям при обходе участков. Быстрое обезвреживание приманок, обилие разнообразных естественных кормов и ряд других причин делают также осуществление системы мероприятий по борьбе с мышевидными грызунами в весенне-летние месяцы (март — июль) практически невозможным. Хотя ряд мер (например уничтожение сорняков) следует проводить весной.

4. Механические способы борьбы с мышевидными грызунами

Механические способы борьбы с грызунами издавна считались наиболее простыми и доступными. Мы также уделили им большое внимание. В особенности мы стремились дать возможность простым и эффек-

тивным способом истреблять грызунов на посевах в период уборки урожая и непосредственно после нее — до снегопада, так как от успешного осуществления этого мероприятия в значительной мере зависит, будут ли грызуны позднее многочисленными и разовьется ли среди них эпизоотия туляремии.

Для этой цели мы с успехом применили способ сплошной раскопки нор мышей и полевок на посевах озимых и яровых культур. Основное преимущество этого способа — возможность действительно полной очистки зараженного участка вследствие особенностей строения нор мышей и полевок на пашне. Глубина нор полевок, курганчиковых и полевых мышей на посевах, как правило, не достигает более 25—30 см [22], что, в сочетании с рыхлой структурой почвы, позволяет быстро и легко их раскапывать. Отсутствие другой растительности, кроме остатков стеблей посеянной культуры, не только крайне облегчает нахождение нор, но и не позволяет грызунам, выбегающим из них, скрываться незамеченными. Наконец, если при применении отравленных приманок или ловушек необходимо не менее 2—3 суток, чтобы отравить или поймать большинство особей данной популяции, даже в тех случаях, когда грызуны охотно поедают приманку или попадают в ловушки, установленные у входа в норы [33, 29, 8],— при раскопке нор очистка данной территории может быть произведена (при наличии достаточного числа рабочих) буквально в течение нескольких часов.

Особенно важно подчеркнуть, что в условиях энзоотических очагов туляремии и чумы этот способ имеет еще одно большое преимущество перед другими, позволяя путем сбора и сжигания (или закапывания на большую глубину) убитых при раскопке грызунов очищать территорию от источника инфекции, остающегося в норах при применении отравленных приманок.

Можно бесспорно считать предлагаемый нами способ раскопки нор на посевах пшеницы, ржи и овса крайне эффективным и рентабельным, хотя он и может показаться на первый взгляд трудоемким и примитивным. Лишь на посевах пшеницы по клеверу (а в равной мере на клеверищах), где задернованность почвы делает раскопку весьма трудоемкой, а остатки густого травостоя облегчают разбегание грызунов, применение этого способа нецелесообразно.

За 8-часовый рабочий день 1 человек может обработать (в зависимости от плотности грызунов) от 0,53 до 1,68 га, уничтожив при этом до 40—85 мышей. Эти цифры, кажующиеся на первый взгляд незначительными, становятся крайне вескими, если учесть прежде всего возможность полного истребления всех грызунов. Это обстоятельство крайне важно, так как часть грызунов, остающихся живыми при затравке нор или облове ловушками, быстро размножаясь, восстанавливает их плотность до прежнего уровня. Имеющиеся у нас данные о числе эмбрионов у истребленных при раскопке грызунов (44 зародыша на 60, 51 на 52 и 22 на 45 взрослых), характеризуя способность к размножению полевок в этот период, лишний раз иллюстрируют это хорошо известное положение.

Предлагаемый нами способ по трудоемкости незначительно превышает затравку нор отравленными приманками. Проводя обработку участка и этим способом, мы установили, что норма затравки площади на 1 человека за 8-часовый рабочий день составляет от 1,40 до 3,00 га. Таким образом будучи значительно более эффективной, чем способ затравливания грызунов приманками, раскопка нор на посевах лишь в два раза превышает его по своей трудоемкости. Это различие в трудоемкости сводится на-нет вследствие необходимости повторных обработок отравленной приманкой (см. далее).

Наконец, этот способ борьбы с грызунами крайне легко сочетать с определенными операциями в период уборки урожая. Мы в основном

осуществляли истребление грызунов раскопкой на посевах ржи, пшеницы и овса одновременно с вывозом снопов с полей или непосредственно вслед за этим. Часть рабочих, раскапывавших норы на участке, присутствуя при нагрузке снопов на возы, убивала грызунов, разбегавшихся при этом из крестцов, а затем раскапывала находившиеся под крестцами норы полевок. В результате этого мероприятия концентрировавшиеся под крестцами грызуны не могли расселяться по участку после увоза снопов.

Целесобразно применять, хотя и менее эфективный, но не столь трудоемкий способ истребления грызунов при распашке полей, особенно после уборки урожая — при распашке под зябь. Его рекомендуют в целях борьбы с песчанками и Девис и Томас [8]. Специальный рабочий с палкой или лопатой идет за плугом и убивает выбегающих из разрушенных нор грызунов. Здесь важно подчеркнуть, что проводя распашку, грызунов необходимо истреблять, так как распашка сама по себе не является методом борьбы с мышами и полевками, как это имеет место у сусликов, не роющих своих нор в распаханной почве. Мыши и полевки уже через несколько дней восстанавливают в рыхлой почве пашни свои норы, поселяясь иногда прямо в ходах, образованных отороченными пластами земли, и снова появляются здесь в значительном количестве. Б. К. Фенюк [40] также приводит ряд фактов, говорящих о том, что распашка не дает желаемого эффекта при борьбе с мышами и полевками.

Непосредственно вслед за уборкой урожая, или, точнее, одновременно с ней, в случае оставления необмолоченных злаков в скирдах на некоторый период, следует использовать способ ограждения скирдов канавами с ловчими ямами [12, 14] и истребление в скирдах при обмолоте и перекладке.

Хотя принятые во-время профилактические меры, о которых мы говорили выше, должны обеспечить отсутствие грызунов в скирдах, оставленных необмолоченными, но мы должны рассчитывать и на случаи, когда эти мероприятия не были осуществлены своевременно. Заселение в этих условиях грызунами скирдов быстро влечет за собой увеличение их численности и в связи с этим весьма часто сопровождается развитием среди них эпизоотий. Напомним, что именно обмолот скирдов, их перекладка на возы и использование соломы в качестве фуража или подстилки являлись причинами массовых вспышек туляремии. Поэтому истребление грызунов в скирдах совершенно необходимо в целях предотвращения распространения инфекции по окрестным полям и заражения людей в населенных пунктах, землянках и блиндажах. Нами это мероприятие проводилось с успехом как на полях одного из колхозов, так и при обмолоте скирдов в прифронтовой полосе.

О значении истребления грызунов в скирдах можно судить по тому, что в Англии во время войны в «Положение об обороне», т. е. в основной закон, регулирующий жизнь страны в условиях военного времени, введены два специальных законодательных акта об обязательном истреблении грызунов в скирдах во время обмолота [6].

Несомненно, что проведение этого мероприятия, особенно при позднем обмолоте, когда число грызунов в скирдах становится значительным, имеет большое значение, так как скирды, являясь для грызунов прекрасным убежищем от нападения целого ряда хищников (птицы, лисы, хорьки) и защищая их также от воздействия неблагоприятных климатических факторов, являются типичной «стацией переживания», в которой грызуны сохраняются до наступления весенне-летнего периода. Необходимо также напомнить, что размножение мышей и полевок, в зимний период прекращающееся на полях, в скирдах происходит почти столь же интенсивно, как и осенью [38].

Из ловушек, в узком смысле этого слова, в полевых условиях применимы только: 1) давилки «Геро» двух размеров — малая для полевок и мышей и большая для крыс, водяных крыс, хомяков и песчанок и 2) дуговые капканы (№№ 0 и 1), как применяемые с приманкой, так и устанавливаемые около выходов из нор, пригодные для ловли крупных видов грызунов (крысы, водяные крысы, песчанки, хомяки).

Переходим к способам борьбы с грызунами в населенных пунктах или в землянках, блиндажах и других сооружениях рубежей обороны. При наличии земляных полов, что характерно не только для блиндажей и землянок, но и для глинобитных строений многих областей юга и юга-востока нашей страны, для отлова грызунов можно широко использовать ловчие ямы. Учитывая склонность грызунов двигаться в упомянутых сооружениях преимущественно вдоль стенок, следует около них или по углам комнаты или землянки выкапывать 2—3 ловчие ямы (см. инструкцию ГВСУ) [14].

Мы не будем здесь описывать разнообразные типы самоловов и ловушек, изготовляемых кустарным и промышленным путем, которые можно с успехом применять для ловли грызунов в домах, скирдах, амбарах, овощехранилищах, блиндажах и землянках [12, 14].

Хотя механические способы борьбы в условиях строений могут быть крайне эффективными, результаты их применения должны одновременно обязательно закрепляться предотвращением от заселения новыми грызунами домов, складов, землянок и блиндажей. Защита сооружений от проникновения грызунов в деревянных и каменных строениях осуществляется путем тщательного ремонта полов и стен и обеспечения грызунонепроницаемости всеми другими доступными средствами [1, 2, 12]. Для защиты землянок, блиндажей, а также небольших надземных строений (кладовые, амбары, овощехранилища) можно с успехом применять окопку канавами с ловчими ямами (как для скирдов) или сооружение снежно-ледяных стенок [14].

5. Химические способы борьбы с мышевидными грызунами

К химическим способам относятся: а) применение отравленных приманок и б) применение газообразных (парообразных) отравляющих веществ. Из всего арсенала химических средств истребления грызунов необходимо отобрать наиболее доступные в наше время и эффективные. Прежде всего нужно учитывать, что истребление полевок и мышей путем применения отравленных приманок до сих пор производилось в больших масштабах в условиях, резко отличных от обстановки настоящего времени. Многие виды грызунов, в особенности в полевых условиях, крайне неохотно берут приманки, предпочитая им имеющиеся в изобилии, особенно в осенний период, естественные корма. Родионов [34], изучая в течение ряда лет различные способы борьбы с общественными полевками (Microtus socialis Pall.) в Закавказье, был вынужден, ввиду плохой поедаемости многих сортов приманок, применять для этой цели крайне разнообразные и весьма дефицитные в настоящее время вещества: различные зерновые продукты, растительные масла и эссенции. В «Инструкции по организации, методике и технике борьбы с мышевидными грызунами», изданной Саратовским микробиологическим институтом [12], в качестве приманок для мышей и полевок перечислены «пшеничный хлеб, семена дыни, тыквы, подсолнечника, кукурузы, проса, сорго, суданки, могара, пшеницы», а для крыс — творог, мясо, рыба, поджаренные на масле.

Эта же рецептура приманок повторяется почти дословно в изданной уже в дни войны инструкции Наркомата заготовок СССР [13].

Вторым моментом, который необходимо было учитывать при выборе химических средств борьбы с грызунами, явилась невозможность применения в настоящее время сильнодействующих и поэтому наиболее эффективных ядов, как то: стрихнин, фосфор и мышьяковистые и таллиевые соединения, широко использовавшиеся для этой цели как у нас, так и за границей [23, 24, 34, 15, 20, 3, 11, 12, 1, 2, 39, 8, 7]. В условиях настоящего времени в дератизационной практике используются два яда — углекислый барий ($BaCO_3$) и фтористый натрий (NaF).

Проводя серию опытных работ по испытанию различных приманок, изготовленных на этих ядах в условиях опытных участков в одном из колхозов, мы остановились на сухой баритовой приманке, изготовленной по рецепту Несслера (приводимому Беньяминсоном и Соколовым [2]) на мякише ржаного хлеба с 20% содержанием $BaCO_3$ с исключением из ее состава 4% содержания сахара [14, 19]. Эта приманка оказалась наиболее эффективной и доступной по следующим причинам:

1. Углекислый барий — яд, не растворимый в воде. Долго удерживая его в своем субстрате, приманки тем самым сохраняют свою токсичность в течение длительного срока.

2. Высушенная приманка обеспечивает сохранение ее токсических свойств в течение длительного срока. В широко применяемых влажных баритовых приманках (из теста или свежего хлебного мякиша) [1, 2, 12] — в кислой среде, характерной для теста и хлеба, особенно в летних условиях, углекислый барий может переходить в растворимые соединения, которые выщелачиваются из приманки в почву. Как курьез, необходимо отметить, что во многих инструкциях, не учитывающих этого свойства влажных приманок, рекомендуется высушенную приманку перед употреблением увлажнять снова [2, 13]. О сохранении токсичности сухой приманкой можно судить на основании специального опыта длительного ее хранения. Баритовые галеты, сохранявшиеся при комнатной температуре (от 12 до 20°) в бязевых мешочках в течение 6 месяцев, вызывали гибель грызунов при применении в следующих дозах: полевок (*Microtus arvalis* Pall.) — 0,25 — 0,33 таблетки, мышей (*Mus musculus* L.) — 0,5—1,5 таблетки, крыс (*Rattus norvegicus* Erxleb.) — 2—3 таблетки. На эту возможность использования сухой приманки после ее длительного хранения мы указываем в инструкции ГВСУ [14].

3. Хорошая сохраняемость сухой приманки позволяет заготовлять ее централизованным путем в большом количестве и рассылать и развозить на далекие расстояния. В практике нашей работы в воинских частях, на рубежах обороны, эта возможность была широко использована, что крайне облегчало проведение борьбы с грызунами.

4. Изготовление приманки на таком доступном материале, как ржаной хлеб, может производиться в самых разнообразных условиях, начиная от войсковой части и кончая хозяйством любого колхоза. Для ее сушки также можно использовать самые разнообразные средства: русские печи, плиты, чугунные и железные печки, сухо-жаровые дезинсекционные камеры и, наконец, летом — солнечное тепло.

5. Употребление в качестве приманки мякиша хлеба, вообще охотно поедаемого грызунами [34, 1] нерастворимость бария в воде и связанная с этим его безвкусность, а в равной мере, видимо, и подсушивание приманки делают «баритовые галеты» средством, прекрасно поедаемым полевками и мышами, в то время как неприятный вкус фтористого натра является причиной плохой поедаемости грызунами приманки, сделанной на этом яде.

В табл. 1 приведены данные о результатах обработки различными отравленными приманками опытного участка в Михневском районе Московской области 27—29.X.1942.

Таблица 1

Обработка посевов отравленными приманками и результаты учета их эффективности (путем сплошной раскопки)

Культуры	Площади в га	Приманки	Общее колич. затравленных нор	Плотность нор на 1 га	Колич. га, отраб. за 8 час.	Колич. нор, затравленных за 8 час.	Смертность грызунов через 2 сут., в %
Пшеница по клеверу	1,75	«Баритовые галеты» с 20% содержанием $BaCO_3$	1547	887	1,40	1237	62,9
То же	2,94	Зерно пшеницы ржи с 7% содержанием NaF	2285	777	2,35	1825	6,0
Озимая рожь . . .	1,5	Шарики из коржика из отходов муки с 7,5% содержанием NaF	758	501	3,00	1002	2,1

Произведенная для учета действия приманки раскопка нор показала совершенно различное отношение грызунов к приманкам. Баритовое печенье оставалось лежать у входа лишь части нежилых нор (которые затравливались одновременно с жилыми) и только в некоторых случаях было обнаружено, что галеты вытащены из нор наружу. Во всех остальных норах галет или не оказывалось совсем (т. е. они были съедены), или они были сложены в камеру для запасов вместе с зернами пшеницы и листочками клевера, причем многие из них были обгрызаны с краев или наполовину съедены. Эти «запасы» приманки доходили в некоторых норах до 3—5 штук.

Производя во время учета раскопку нор, мы часто находили в них до 3—6 мертвых зверьков.

В табл. 2 приведены подробные данные о результатах раскопки первых из 10 учтенных нами нор, которые представляют интерес также потому, что говорят о том, что большинство грызунов гибнет в норах, а не на поверхности земли.

Таблица 2

Эффект действия сухой баритовой приманки на обыкновенных полевок (Microtus arvalis Pall.)

№№ нор	Общее число полевок	Число найденных в норах полевок			Число мертвых полевок, найденных на поверхности — у входа в норы	Всего мертвых полевок
		живых	больных	мертвых		
1	2	1	—	—	1	1
2	2	—	—	2	—	2
3	3	—	—	3	—	3
4	1	1	—	—	—	—
5	6	—	—	6	—	6
6	1	1	—	—	—	—
7	2	1	1	—	—	—
8	7	3	—	3	1	4
9	1	1	—	—	—	—
10	2	2	—	—	—	—
Всего	27	10	1	14	2	16

После установления эффективности и простоты применения сухой баритовой приманки в условиях опытного участка, мы организовали ее широкое использование на некоторых рубежах обороны, в насе-

ленных пунктах, землянках, блиндажах и траншеях. В одном из степных районов мы с успехом применяли ее в условиях населенного пункта, где в глинобитных домах, буквально кишевших грызунами (обыкновенные полевки — Microtus arvalis Pall. и курганчиковые мыши — Mus musculus hortulanus Nordm.), приманки раскладывались в течение двух суток подряд в норы грызунов в стенах и полах домов (по 30—50 галет на дом — по 5—10 штук в нору). Несмотря на крайне неблагоприятные условия применения этого средства вследствие наличия в домах изобилия пищевых продуктов (крупа и мука, печеный хлеб, овощи, семена подсолнуха, помои и т. д.), и здесь поедаемость приманки была хорошая и уже в течение первых суток после затравки в каждом из обработанных 30 домов было обнаружено по 5—10 трупов мышей и полевок, а в некоторых из них — до 18—28 грызунов. Так как большинство отравленных мышей и полевок гибнет в норах и остается неучтенным, следует считать смертность их еще более высокой. На самом деле, находившиеся в домах местные жители, бойцы и командиры сообщали нам, что число грызунов в этих помещениях, особенно после двухкратной обработки, резко упало.

В условиях лесо-степной и лесной зоны мы обработали сухой баритовой приманкой с неменьшим успехом землянки, блиндажи, траншеи и ходы сообщения. Учитывая возможность (при тесноте в землянке) попадания галет в пищу, приманка здесь раскладывалась в зарытых со всех сторон, за исключением отверстий для входа грызунов, деревянных ящиках, цинковых ящиках из-под патронов или пустых консервных банках. Используя эту тару, можно было одновременно следить за поеданием приманки и досыпать ее по мере уменьшения количества. В банку или ящик обычно насыпают от 10 до 20 галет, а на землянку или блиндаж ставятся, в зависимости от их размеров, 1—2 банки. Там же мы с успехом затравливали грызунов в траншеях и ходах сообщения, закладывая баритовые галеты по 5—10 штук в норы, выходившие в стенки траншеи. Растаскивание грызунами приманки из этих нор в систему их ходов вокруг траншеи создавало здесь своеобразную затравленную зону, в которой погибали в начале «хозяева» нор, а затем и забегавшие сюда новые пришельцы.

Возникает вопрос, почему нельзя пользоваться отравленной приманкой как единственным средством борьбы с мышевидными грызунами?

В самом деле, кроме чисто практических удобств использования отравленных приманок (простота изготовления, легкость распространения, возможность широко использовать различные способы механизации, вплоть до рассыпания с самолётов), этот прием борьбы с грызунами весьма обоснован также и теоретически. Он основан на учете некоторых важных особенностей поведения мышей и полевок. Распределение отравленной приманки по норам является удачным сочетанием двух наиболее привлекающих грызунов внешних условий, именно корма и убежища. Эти два важных фактора играют огромную роль в жизни грызунов, определяя в частности и «волны» колебания их численности миграций и т. д. [9, 10, 17, 18]. Распределяя по поверхности, заселенной грызунами, приманку, мы обеспечиваем ее быстрое нахождение, а при достаточной привлекательности — и поедание или сбор в запас в гнезда. Распределение приманки прямо в норы делает вероятность ее действия практически неизбежной даже при пропуске части нор, что имеет, несомненно, место на лугах, клеверищах и на тому подобных биотопах. В этих случаях распределение приманки в $^2/_3$—$^3/_4$ всех нор вполне может обеспечить нужный эффект, ввиду непрерывного передвижения грызунов по смежным норам. По сути дела приме-

нение приманки, особенно при ее распределении на широком пространстве, создает как бы новый фактор «сопротивления среды», удельный вес которого, при хорошей поедаемости приманки, может быть весьма велик. Поэтому применение отравленной приманки и привлекло внимание составителей прежних инструкций по борьбе с мышевидными грызунами [23, 24, 12]. В одной из последних работ Элтон [9] также писал, что «полупостоянное (т. е., видимо, периодическое) применение отравленных приманок следует считать самым лучшим средством борьбы с мышевидными грызунами, которому предстоит будущее».

Хотя по целому ряду соображений нам, как и ряду других исследователей [8], казалась маловероятной возможность замены системы мероприятий по борьбе с грызунами каким-либо одним, универсальным способом, мы все же сделали попытку оценить эту возможность. С этой целью, как указано выше, и проводилась обработка опытного участка (полей одного из колхозов) осенью 1943 г. только сухой баритовой приманкой.

Эти опыты неожиданно вскрыли крайне интересную и, видимо, до сих пор не замеченную биологическую закономерность, имеющую решающее значение для ответа на поставленный нами практический вопрос. Хотя в результате обработки участка смертность грызунов была (как и в опытах 1942 г.) близкой к 65—70%, выяснилось, что остающиеся живыми 35—30% популяции составляют в основном самки, в этот период обычно кормящие или беременные. Погибают же в основном активный (самостоятельно питающийся) молодняк и самцы. На рис. 2 эти последствия избирательного выживания беременных и кормящих самок, видимо неохотно поедающих необычную для них пищу, изображены графически. В то время как перед началом истребительных работ численность самцов среди взрослых полевок составляла около 40% (10,4% из 25,4% от общего числа полевок всех возрастов), после обработки их она снизилась до 1/5 числа взрослых (5,7 из 25,7%). Еще более резко была выражена эта зависимость при учете смертности после первой затравки. На участке, где производился учет, было найдено мертвыми всего лишь около 1/4 взрослых самок, в то время как погибли все взрослые самцы (рис. 2). Учтя найденных в гнездах живых самок и еще не питающихся самостоятельно детенышей (а по вскрытии самок и число эмбрионов), мы пришли к выводу, что при проведении обработки отравленной приманкой необходимо не позднее чем через 2—3 недели (т. е., когда молодняк станет активным и будет брать приманку) производить повторную обработку территории.

Полученные нами данные позволяют считать, что одно из преимуществ применения отравленной приманки — примерно в два раза меньшая трудоемкость этого способа (по сравнению со способом сплошной раскопки) — сводится по сути дела на-нет. Это и позволило нам утверждать, что в осенний период на жнивье большинства культур (исключая клеверища) применение отравленной приманки менее целесообразно, чем сплошная раскопка нор. В этот период, несомненно, способ сплошной раскопки остается наиболее эффективным, хотя, естественно, в зимних условиях, а также на лугах и клеверищах применение приманки остается единственно возможным средством борьбы.

Второе из химических средств борьбы — газация или применение паро- и газообразных отравляющих веществ — широко применяется для истребления крупных грызунов, строящих относительно глубокие норы, как, например, суслики и песчанки [16, 3, 12, 8, 7]. Виды мышевидных грызунов, являющихся распространителями туляремии в нашей стране, как уже отмечено выше, роют крайне неглубокие и

обычно сообщающиеся одна с другой на далеком расстоянии норы. Поэтому применение для борьбы с ними в полевых условиях путем затравки нор даже таких эффективных отравляющих веществ, как, например, порошкообразные цианиды (цианплав, цианодусты), выделяющие при соприкосновении с влажной почвой синильную кислоту или хлорпикрин, несомненно, затруднительно. Все же в определенных условиях и этот прием борьбы может быть с успехом применен при истреблении мышей, полевок и крыс [1, 12].

Использование хлорпикрина для газации помещений (домов, землянок, блиндажей) должно проводиться при одновременной обработке другими способами (ловушками и отравленными приманками) прилежащих нежилых строений, иначе это мероприятие не даст желаемого результата. В то же время, как правило, при газации помещений хлорпикрином поглощение части его паров стенами, полом (особенно земляным) и другими предметами приводит затем к его постепенному испарению, влекущему за собой раздражение слизистых оболочек глаз, носа и горла, а в ряде случаев вызывающему и кашель с кровянистым отделяемым. Поэтому умелое сочетание механических способов борьбы с использованием отравленных приманок при обработке домов, блиндажей, землянок и других сооружений, несомненно более эффективно, чем газация. Нецелесообразно также проводить применяющуюся иногда газацию скирдов. Хлорпикрин, вводимый внутрь скирда, накрытого сверху брезентом, может дать необходимый эффект, особенно в условиях теплой погоды, но обычно он делает непригодным для дальнейшего употребления для скота фураж и лишает всхожести зерно. Использование циановых соединений (цианодустов или цианплава) в скирдах малоэффективно вследствие большой летучести цианистого водорода. Так, например, в двух скирдах необмолоченной пшеницы, обработанных Винэбльсом и Лесли [6] циандустом в количестве 5 английских фунтов на 1 скирд (т. е. около 2 кг), погибло всего около трети живших в них крыс, как это было установлено при обмолоте на следующий день [12 из 35 в первом и 3 из 10 во втором].

6. Биологические способы борьбы с мышевидными грызунами.

Биологические способы борьбы с мышевидными грызунами состоят в применении бактериальных культур для их истребления и в использовании для этой цели домашних и диких хищных животных.

Пользовавшийся ранее большой популярностью бактериальный метод истребления грызунов может быть применен в настоящее время с успехом лишь при наличии на местах специально подготовленных работников и соответствующей лабораторной базы. Дело в том, что используемые для этого культуры группы Salmonella (бацилл Данича в основном) характеризуются нестойкостью в отношении внешних условий. В летнее время и в теплом помещении затравы, изготовляемые обычно из теста, быстро начинают бродить, на них развивается другая бактериальная флора, и обычно специфический возбудитель погибает в сравнительно короткий срок. Зимой же микроорганизмы быстро гибнут от низкой температуры. Поэтому, часто уже через несколько часов после ее раскладки, приманка делается безвредной для грызунов.

Кроме того контагиозность крысиного и мышиного тифа в полевых условиях весьма невелика, и рассчитывать на возникновение эпизоотий при применении бактериального метода можно лишь в условиях тесного контакта между грызунами — например в населенных пунктах или в скирдах. Во всех других случаях затрава с бактериальной культурой действует так же, как отравленная приманка, т. е. погибает лишь тот грызун, который ее съел. Если же учесть малую стойкость микроорганизмов крысиного и мышиного тифов, а также то, что известная часть

грызунов выздоравливает после этого заболевания, приобретая иммунитет, можно утверждать, что смертность при поедании отравленных приманок значительно выше, чем при использовании бактериальных культур.

Помимо вышесказаного, известные случаи пищевых отравлений людей и домашних животных, связанные с применением бактериальных культур, загрязненных другими видами Salmonella, делают опасным использование этого средства борьбы с грызунами именно там, где оно могло бы быть наиболее эффективным,— в населенных пунктах и скирдах, так как раз там возможны случаи загрязнения пищевых продуктов и фуража этими культурами [1, 10]. Видимо, именно в связи с этим применение бактериальных культур в борьбе с крысами в траншеях во время войны 1914—1918 гг. было запрещено, также как оно было запрещено позднее в ряде стран Западной Европы [1, 10]. Элтон [9, 10] и Девис и Томас [8] прямо указывают, что применение бактериального метода в борьбе с грызунами оказалось или неэффективным или даже опасным для человека и домашних животных.

Наконец, техника приготовления бактериальных заправ, вообще значительно более сложная, чем заготовка отравленных приманок, требует их составления непосредственно на месте, в то время как баритовые галеты могут заготовляться централизованно и затем рассылаться в любые места. По всем этим причинам мы считаем применение бактериального метода борьбы с мышевидными грызунами в широком масштабе нецелесообразным.

Другой путь применения биологического метода борьбы с грызунами — использование домашних и диких хищников. Хотя использование кошек в условиях распространения среди грызунов туляремии едва ли вполне безопасно, так как, истребив обитающих в домах, блиндажах и землянках мышей и полевок, эти хищники начинают приносить в строения грызунов с полей, а также могут сами служить источником заражения, в особенности для маленьких детей, играющих с ними, их деятельность при наличии большого числа грызунов несомненно весьма эффективна. Необходимо лишь, как только число грызунов в помещении станет ничтожным и кошки начнут приносить в них грызунов извне, перебрасывать их в те строения, где мышей и полевок еще много, а в помещениях, где грызунов мало, применять механические и химические способы борьбы.

Крайне важной является также охрана диких пернатых и наземных хищников, деятельность которых в значительной мере является основным препятствием к увеличению численности грызунов [17, 18, 27, 28]. Совы и соколы, ласки и горностаи, степные хорьки и лисы истребляют ежедневно большое количество грызунов, а в периоды увеличения численности грызунов на них нападают даже такие птицы, как чайки и вороны [18]. При этом нужно учесть, что, если пернатые хищники (совы и соколы) охотятся за грызунами преимущественно в периоды их относительно большой численности, откочевывая из районов, где плотность мышей и полевок становится незначительной [18], то хищные млекопитающие (ласка, горностай, хорьки и лисы) играют большую роль и в этих районах. На опытном участке, на жнивье и клеверищах в зимний период 1942/43 и 1943/44 гг. мы неоднократно наблюдали это систематическое вылавливание лисами полевок даже там, где плотность грызунов, в результате истребительных работ, составляла единицы на гектар. Конечно, особенно активно «мышковали» лисы в местах повышенной плотности полевок (например на клеверищах). Это различие в поведении двух групп хищников — пернатых и четвероногих — крайне важно учитывать, так как вследствие этих особенностей несомненно наиболее важную роль в регуляции численности грызунов играют именно хищные млекопитающие. Они являются как бы постоянно действу-

ющим фактором сопротивления среды, в то время как хищные птицы играют существенную роль лишь при относительно значительной плотности грызунов. Поэтому-то связь между колебаниями численности хищных млекопитающих и грызунов выражена в значительно большей степени, чем у грызунов и птиц [10, 17, 18].

Все это требует широкого распространения сведений о полезной деятельности хищников, применения простых способов их привлечения на поля и к населенным пунктам и строгого соблюдения сроков охоты на те их виды, которые являются промысловыми (лиса, хорек, горностай, ласка).

7. К вопросу о принципе организации «сплошных очисток» в энзоотических очагах

Дав обзор наиболее простых, доступных и эффективных средств борьбы с мышевидными грызунами, применение которых может быть обеспечено в условиях настоящего времени, мы можем теперь поставить основной, крайне важный вопрос о принципе организации истребительных работ в широком масштабе.

Произведенный нами отбор простых и доступных средств борьбы с мышевидными грызунами позволяет осуществлять эти мероприятия в любых условиях, начиная от хозяйства любого колхоза и кончая воинской частью. Это позволяет ставить вопрос о коренной перестройке принципа организации борьбы с грызунами. Именно, наряду с работой специальных отрядов мобилизованных или нанятых рабочих (создание которых ввиду недостатка рабочей силы в настоящее время крайне затруднительно), следует перейти к выделению в каждом колхозе и совхозе постоянных групп рабочих (в зависимости от площади земельных участков и наличия рабочей силы) для борьбы с вредителями и грызунами в частности. Участковые агрономы должны осуществлять руководство работой этих «колхозных дератизаторов» на основе простой и доступной инструкции по борьбе с грызунами, подобной инструкции ГВСУ [14]. В населенных пунктах и особенно в энзоотических очагах этой работой должны руководить дезбюро. Тем самым дело борьбы с грызунами, являющееся одной из важных составных частей системы мероприятий по сохранению урожая, будет осуществляться непрерывно и планомерно, одновременно с проведением текущих агротехнических работ силами самого населения, без отрыва большого числа рабочих и без затраты значительных средств, которые необходимы для организации специальных отрядов или экспедиций по борьбе с грызунами. Пришло время рационально перестроить всю систему борьбы с этими массовыми вредителями, не только значительно уменьшающими размеры урожая, но и распространяющими такие опасные инфекции, как туляремия и чума.

Литература

1. Архипианц Х. Д.,— Практическое руководство по дератизации, Л. 1939.— 2. Беньяминсон К. С. и Соколов Д. С., Пособие по борьбе с грызунами в населенных пунктах. М., 1939.—3. Борьба с грызунами в степях Предкавказья, (сборник статей), Ростов н/Д., 1935—4. Воскресенский П. В., О работе туляремийной экспедиции ВИЭМ, Тр. Всесоюзн. конфер. микроб., эпид. 1939, 1940.— 5. Воскресенский П. В., Профилактика туляремии и борьба с ней. Сборник «Туляремийная инфекция», Медгиз, 1943.—6. Venables L. S. a. Leslie P. H., The rat and mouse populations of corn ricks, Journ. Anim. Ecology, vol. 11,1, 1942.— 7. Грызуны и борьба с ними (сборник статей), Алма-Ата, 1941.—8. Davis D. a. Thomas A., Gerbille control and aid to plague prevention and crop protection. Farming in South Africa, May 1941, Pretoria, 1941.—9. Elton Ch., The natural control of rodent populations, Proceed. 6th Pacific Congress, V, 1939.—10. Elton Ch., Voles, mice and lemmings, Problems in population dynamics, Oxford Clarendon Press, 1942.—11. Заринг П., Суслики и мышевидные грызуны. Меры борьбы и расчет расхода ядов

М. 1937.—12. Инструкция по организации, методике и технике борьбы с мышевидными грызунами, Саратов, 1939.—13. Инструкция НКЗага СССР по организации и технике борьбы с мышевидными грызунами, Саратов, 1942.—14. Инструкция по борьбе с мышевидными грызунами ГВСУ, 1943.—15. Johnson G. E., Control of mammals injurious to agriculture in Kansas. Circular No. 120, Kansas State Agricultural Experiment Station, 1925.—16. Калабухов Н. И., Плотность сусликов в чумных районах Северо-Кавказского края и возможность сплошной очисти от сусликов. Тр. по защите растений, IV, 2, 1932.—17. Калабухов Н. И., Закономерности массового размножения мышевидных грызунов, Зоологический журнал, XIV, 2, 1935.—18. Калабухов Н. И., Итоги исследований по экологии вредных грызунов в СССР за 20 лет, Зоологический журнал, XVI, 5, 1937.—19. Калабухов Н. И., Система мероприятий по борьбе с грызунами в очагах туляремии, Журн. микробиол., эпид. и иммунобиол., 7—8, 1943.—20. Карпов В. В., Полевки, их жизнь и борьба с ними, М., 1929.—21. Карпов С. П., Комарова А. Ф. и Середина В. И., Причины эндемичности туляремии, Журнал микробиол., эпид. и иммунобиол., 12, 1941.—22. Кучерук В., Кротов А., Рюмин А., Соколов М., Некоторые данные по массовому размножению мышевидных грызунов в Московской области в 1943 г., Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., XLIV, 7—8, 1935—23. Lantz D. E., Field mice as farm and orchard pests, Farmers Bull., U. S. Dep. Agric., No. 670, 1921.—24. Lantz D. E., Rodents pests of the farm. Farmers Bull., U. S. Departm. Agricult., No. 932, 1921.—25. Meyer K., The sylvatic plague committee, Amer. Journ. Public. Health, *26*, 10, 1936.—26. Meyer K., The sylvatic plague committee, Amer. Journ. Public Health, 27, 8, 1937.—27. Наумов Н. П., О сравнительной интенсивности размножения и смертности серой полевки и степной пеструшки, Зоологический журнал, XVI, 2, 1937. 28. Наумов Н. П., 1940. Экология курганчиковой мыши Mus musculus hortulanus Nordm., Тр. Ин-та эвол. морфол. АН СССР, IV, 1, 1940.—29. Орлов Е. И. и Лонзингер Г. К., К методике количественного учета лесных Micromammalia, Учен. зап. Сар. гос. ун-та, т. 1 (XIV), Биол. сер., вып. 1, 1937.—30. Орлов Е. И., Лысенко С. Е. и Лонзингер Г. К., К методике изучения численности лесных Micromammalia на изолированных площадках. Уч. зап. Сар. гос. ун-та, 1 (XIV), Биол. сер., вып. 2, 1938.—31. Parker R. R. a. Dade J. S., Tularaemia in sheep in nature, Publ. Health Reports, 44, 3. 1929.—32. Покровская М. П., Туляремия, Пятигорск, 1942.—33. Ралль Ю. М., Характер передвижений мышевидных грызунов на небольших площадях, Зоологический журнал, XV. 3, 1936.—34. Родионов З. С., Биология общественной полевки и опыты борьбы с нею в Закавказьи, Л., 1924.—35. Руднев Г. П., Профилактика туляремии. Военно-санитарное дело, № 7, 1942.—36. Свириденко Д. А., Размножение и гибель мышевидных грызунов, Тр. по защите растений, IV, 3, 1934.—37. Stewart M. A. a. Mackie D. B.. The control of sylvatic plague vectors, Amer. Journ. Hygiene, 28, 1938.—38. Стрельников И. Д., Значение теплового обмена в экологии роющих грызунов, Изв. АН СССР, Сар. отд. биол., 2, 1940.—39. Фалькенштейн Б. Ю., Меры борьбы с крысами и мышами (статья в книге А. И. Аргиропуло «Мыши») («Фауна СССР»), Изд. АН СССР, Л., 1940.—40. Фенюк В. К., Влияние земледелия на численность мышевидных грызунов и биологические обоснования борьбы с ними, Вестн. микробиол. и эпидем., XVI, 3—4, 1937.—41. Хатеневер Л. М., Некоторые итоги изучения туляремии за 25 лет в Советском Союзе, Журн. микробиол. эпид. и иммунобиол., 11—12, 1942.—42. Хатеневер Л. М., Туляремия и ее профилактика, Медгиз, М., 1942.—43. Шепелев Г. Л., Грызуны — злейшие враги человека, Медгиз, 1941.

BIOLOGICAL FOUNDATION OF CONTROLLING MOUSE-LIKE RODENTS IN A TULAREMIC AREA

N. KALABUKHOV

Department of Epidemiology, Academy for War-medicine

Summary

1. The peculiarities of the mode of life of the water-vole Arvicola terrestris, which is the main reservoir and vector of tularemic infection (in particular its being confined to the banks of water reservoirs and its rapid migration along rivers and channels) is a serious impediment in the efficient control of this pest.

Both prophylactic measures and control measures to be taken in order to irradicate the epizootics which have already broken out, should therefore largely be aimed at destroying small mouse-like rodents, viz.

Microtus arvalis and Stenocranius gregalis, as well as the house mouse Mus musculus. Not only do those species serve as the main source for the spreading of tularemic epizootics which arise among Arvicola terrestris beyond the boundaries of the zone surrounding water reservoirs; in the vast majority of cases they serve also as a source of infection of human beings which may proceed by the most various ways (agricultural, food or water outbreaks).

The injurious activity of these rodents in the fields and in inhabited localities, their accumulation on crops, in ricks, homes and other buildings, makes it possible successfully to combine their destruction as carriers of infection with measures as tend to the harvest conservation.

2. Taking into account the mode of distribution of these species of mouse-like rodents, as well as the seasonal regularities of their numerical variation, their control should be organized at the following periods of the annual cycle and at the following habitats respectively:

A. Directly upon the harvest of agricultural crops and previous to snow-fall (destruction by means of digging-up the holes and scattering of poisoned bait).

B. In ricks and stacks of unthrashed crops, straw and hay, along with ricking (preventive measures) and in the course of the autumn-winter period (destruction during thrashing, storage and transportation).

C. On fields sown with perennial crops (clover), pastures and at hay-harvesting during the autumn-winter period (use of poisoned bait and traps).

D. In all kinds of buildings throughout the year, by means of traps and poisoned bait.

Thus, the measures for controlling rodents under field conditions should be mainly applied in autumn when they are also of greatest use for the preservation of crops. Besides, the state of the vegetable covering and the climatic conditions prevailing at that period of the year make it possible to apply various mechanical methods for the destroying and poisoning of the rodents with maximum efficiency. During the spring-summer period only part of these measures are applicable, which are directly connected with other agrotechnical procedures (burning out of weeds, destruction of the rodents in the course of ploughing).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXIII 1944 ВЫП. 6

К БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ НАСТОЯЩИХ ОЛЕНЕЙ (CERVUS ELAPHUS L.

В. И. ЦАЛКИН

Зоологический музей Московского государственного университета

Размножение оленей в природных условиях трудно доступно для наблюдения. Данные, имеющиеся по этому вопросу в литературе, в общем довольно малочисленны и не всегда точны. В особенности это относится к южноевропейским и азиатским расам вида C. elaphus, встречающимся на территории СССР.

В настоящей статье излагаются результаты наблюдений над размножением маралов (C. elaphus sibiricus) и бухарских оленей (C. elaphus bactrianus), производившихся нами в течение трех лет в Московском зоопарке. Нами были также использованы данные ряда провинциальных зоопарков. Благодаря этому в нашем распоряжении оказался обширный материал, позволяющий несколько восполнить пробелы, имеющиеся в сведениях о размножении оленей.

Брачный период у оленей обыкновенно называется «ревом». Для того, чтобы отметить особенности поведения животных в брачный период, его необходимо сопоставить с поведением животных в остальное время.

В период после сбрасывания рогов и в течение всего времени роста пантов самцы являются довольно робкими животными. Исчезают свойственные им агрессивность и злобность. Они пугливы и, в особенности в первое время, стремятся к уединению. Самки и молодые самцы, обычно беспрекословно уступающие место быкам, становятся с ними более смелыми, нередко отгоняют от корма и даже иногда пытаются вступить в драку, от которой пантачи старательно уклоняются. Только немногие из них, утратив рога, защищаются передними ногами (обычное оружие в драках между самками и молодыми животными), которыми они могут наносить весьма сильные удары.

Ко времени окончания роста рогов и началу их окостенения быки начинают пользоваться ими все более свободно, нанося легкие удары, и постепенно вновь приобретают утраченную власть над самками и молодыми самцами. Когда же рога окончательно окостеневают и очищаются от кожи, самцы становятся еще более смелыми и раздражительными.

В течение большей части года быки, подобно самкам и молодым особям, издают лишь короткие и тонкие мелодичные звуки, скорее напоминающие писк. Особенно часто эти звуки можно слышать у испуганных, взволнованных или раздраженных животных. У взрослых самцов, однако, раздражение чаще всего выражается громким и продолжительным шипением, сопровождающимся вытягиванием кверху головы и шеи и поднятием верхней губы. Самки в любое время года (хотя и редко) издают низкое громкое мычание, но у самцов, до окончания роста рогов, мы его не слыхали ни разу.

Примерно через 3—4 недели после окончания окостенения рогов

(к этому времени они уже очищаются от кожи) взрослые самцы начинают изредка реветь по утрам. В последующие дни рев постепенно учащается и его можно услышать в любое время суток, но главным образом по утрам и перед закатом солнца. Быки становятся все более злобными и возбужденными. Понижается аппетит, и это в первую очередь отражается на поедании сена, тогда как концентрированные и сочные корма продолжают поедаться попрежнему. Появляется стремление валяться в грязи, чего совершенно не наблюдалось раньше. Быки ходят за самками, лижут их, пытаются делать садки.

Наконец, наступает разгар «рева». В этот период самцы находятся в состоянии непрерывного возбуждени. Крики следуют один за другим, сильно утолщается шея и широко раскрываются отверстия предглазничных желез. Бык непрерывно брызжет мочей, бьет рогами, ими же и копытами роет землю, валяется в грязи. Со злобой преследует молодых самцов, даже годовиков, на которых раньше почти не обращал внимания. Очень мало ест, но тем не менее полного прекращения питания, на что часто указывается в литературе, не происходит[1]. Подобное состояние интенсивного «рева» продолжается приблизительно 10—15 дней, редко больше. В это же время обычно начинается течка у самок и спаривание. Спаривание происходит очень быстро, на ходу, по нескольку раз с одной и той же самкой, преимущественно в утренние часы.

Вслед за этим кульминационным периодом «рев» начинает постепенно ослабевать, хотя спаривание с самками продолжается, растягиваясь на довольно продолжительный срок (месяц и более). Самцы в это время продолжают реветь, но крики становятся реже, возбуждение несколько уменьшается и возрастает аппетит.

За время брачного периода самцы сильно изнуряются и тощают. В нашем распоряжении нет данных, иллюстрирующих их потерю в весе, но приводимые в литературе сведения, указывающие, что последняя может достигать 20% и даже 25% живого веса, повидимому близки к истине.

Поведение самок во время размножения не изменяется сколько-нибудь заметно. Характерно, что течка начинается у них на 2—3 недели позднее, чем «рев» у самцов. Интенсивного преследования самок, «гона», который наблюдается, например, у лосей, у настоящих оленей нет. Когда наступает течка, самки сами стремятся держаться поблизости от самца.

Голоса быков различных рас настоящих оленей в некоторых случаях хорошо различимы. Наиболее звучен и высок голос марала. В первое время песня бывает довольно коротка и слаба, но по мере хода «рева» становится все более сильной, продолжительной и звучной. Она начинается относительно низким ревом, переходящим в высокий фальцет, и иногда заканчивается несколькими короткими придыханиями. Голоса изюбрей и бухарских оленей более низки и грубы, резко отличаются от голоса марала, но весьма сходны между собой. В брачных криках этих оленей нет ни звучности, ни мелодичности, столь свойственных маралам.

«Рев» у маралов и изюбрей начинается обычно в первых числах сентября. Однако даже сходные по возрасту быки начинают его не одновременно, а кроме того у одного и того же животного в различные годы начало «рева» колеблется в довольно значительных пределах. Продолжается он фактически до середины ноября, т. е. около 2 месяцев или несколько более. Кульминационной точки «рев» достигает, примерно, через две недели после начала. Через 10—15 дней интенсивность

---

[1] В. В. Дмитриев также сообщает, что на Алтае у диких маралов, добытых во время «рева», в желудках всегда находят остатки пищи.

«рева» идет на убыль и через 3—4—5 недель он затухает. Продолжительность отдельных этапов «рева» может варьировать, только кульминационный период остается, примерно, одним и тем же. Он чаще всего приходится у маралов на вторую половину сентября — первую половину октября.

У бухарских оленей «рев» начинается во второй половине сентября — первой половине октября. Кульминационный период наблюдается в большинстве случаев в первой или во второй половине октября, т. е. на 2—3 недели позднее, чем у маралов.

Спаривание, как уже отмечалось выше, происходит отчасти во время кульминационного периода «рева», отчасти позднее, но растягивается на сравнительно большой срок (месяц и более). Основная масса маралов спаривается в конце сентября — начале октября, большинство самок бухарского оленя позже — в середине октября.

Следует отметить, что в отдельных случаях спаривание может происходить и после окончания «рева». Подобные случаи наблюдались нами в декабре, январе и феврале у самок, прохолостивших осенью. Однако, картина, характерная для «рева», здесь уже не развертывается. Спаривание в эти зимние месяцы крайне редко приводит к оплодотворению и беременности.

В свете изложенных выше фактов биологическое значение «рева», или, выражаясь точнее, брачных криков самцов, представляется нам несколько иным, чем различным авторам охотничьих монографий. Весьма сомнительно, чтобы рев, издаваемый самцом, имел целью только вызов соперников на соревнование за самок. Нам кажется гораздо более вероятным, что его значение состоит в том, чтобы указать самкам местонахождение взрослых половозрелых самцов. С другой стороны, «рев» вместе с появлением такого орнаментального признака, как рога, возможно оказывает на самок индуцирующее действие, вызывая наступление течки. Замечательно, что после начала спаривания, когда формирование гаремов заканчивается и самки приходят в охоту, «рев» начинает довольно быстро угасать.

После беременности, продолжающейся у маралов и бухарских оленей около 34 недель, наступает период рождения молодняка.

У маралов он растягивается со второй половины мая до начала июля. Тридцать отелов, по которым мы имели сведения, распределялись по времени следующим образом: вторая половина мая — 8 отелов — 27,5%, первая половина июня — 19 отелов — 63,5%, вторая половина июня — 2 отела — 6,0%, первая половина июля — 1 отел — 3,0%. Наиболее ранний отел констатирован 18 мая, самый поздний — 3 июля.

Значительно позднее происходит рождение молодых у бухарских оленей. Самый ранний отел констатирован 16 июня, самый поздний — 29 июля. Двадцать семь отелов, по которым мы имеем сведения, приходились на следующие сроки: первая половина июня — 2 отела — 7,5%, вторая половина июня — 15 отелов — 55,5%, первая половина июля — 3 отела — 11,0%, вторая половина июля — 7 отелов — 26,0%.

У маралов и у бухарских оленей срок деторождения очень растянут и продолжается почти два месяца.

Констатированные нами сроки «рева», спаривания и деторождения у маралов в зоопарках совершенно сходны с таковыми и у диких представителей этой расы, живущих в естественных условиях, и у животных, содержащихся в оленеводческих хозяйствах.

Что же касается бухарских оленей, то наши данные существенно расходятся с наблюдениями К. К. Флерова над этими животными в естественных условиях. Этот автор сообщает, что «рев» у бухарских оленей наступает с середины сентября и заканчивается в октябре, даже частью в ноябре, а рождение молодых происходит в конце апреля — начале мая. Указываемые К. К. Флеровым сроки «рева» в общем сход-

ны с наблюдавшимися нами. Но если принять установленный им срок появления молодых, то окажется, что у бухарских оленей продолжительность беременности составляет всего 7 месяцев. Это обстоятельство позволяет усомниться в точности приводимых К. К. Флеровым сроков отела, ибо у всех географических рас вида C. elaphus беременность продолжается около 34 недель. Повидимому, утверждения этого автора ошибочны.

Рождение молодых происходит в самое различное время суток, но чаще ночью или в утренние часы. До последнего дня беременные самки держатся в общем стаде и только за несколько часов до наступления родов покидают его и уединяются.

Самый процесс деторождения неоднократно наблюдался нами и у маралов и у бухарских оленей. Ниже мы приводим описание одного, достаточно типичного случая.

Взрослая самка бухарского оленя, уже имевшая ранее двух телят, 20 июля, в 8 час. утра, начала обнаруживать признаки беспокойства, хуже, чем обычно, ела утренний корм, бродила в стороне от остальных самок и молодых животных. С 14 часов она находилась под непрерывным наблюдением, результаты которого приводятся ниже.

14 час. 30 мин. Состояние сильного беспокойства. Пробует лечь, но сейчас же встает снова. Края полового отверстия опухли. Частые мочеиспускания и испражнения. 15 час. 20 мин. Из полового отверстия показался плодный пузырь. Беспокойно бродит по загону. 15 час. 30 мин. Ест сено. 15 час. 40 мин. Прекратила есть сено и легла. Жвачки нет. 15 час. 43 мин. Встала. Вид удрученный, уши опущены. Беспокойно бродит, обнюхивая землю. 15 час. 45 мин. Легла на левый бок. Задние ноги вытянуты, передние поджаты под туловище. Заметны схватки. 15 час. 51 мин. Встала, тяжело дышит. Схватки прекратились. 15 час. 54 мин. Бродит, обнюхивая землю. 15 час. 55 мин. Бросилась на подошедшего молодого самца и отогнала его. 15 час. 56 мин. Успокоилась. Схваток не заметно. Ест сено. 15 час. 58 мин. Перестала есть сено. Снова беспокойно бродит. Половое отверстие широко раскрыто, хвост поднят. 16 час. 01 мин. Ест сено. Перестала есть, беспокойно бродит, обнюхивая землю. Лижет половое отверстие. 16 час. 05 мин. Легла на левый бок, вытянув задние ноги. Заметны сильные схватки, во время которых вытягивает шею и пригибает голову к земле. Жвачки нет. 16 час. 10 мин. Встала. Из полового отверстия сильно выдвинулся плодный пузырь. Схватки. 16 час. 30 мин. Все время беспокойно бродит. Заметны схватки. Когда они проходят, возобновляется жвачка. 16 час. 39 мин. Состояние сильного беспокойства. Все время ложится и снова встает. 16 час. 40 мин. Плодный пузырь лопнул, прошли родовые воды. Сильные схватки. Показались ножки теленка. Кружится на одном месте. Ложится и снова встает. 16 час. 47 мин. Легла. Сильные схватки. Ножки теленка показались сильнее. Встала. Бродит, обнюхивая землю. 16 час. 59 мин. Легла. Частые и сильные схватки. Вытягивает шею и прижимает голову к земле. 17 час. 00 мин. В течение одной минуты три раза вставала и ложилась. Частые и сильные схватки. 17 час. 10 мин. Все время встает, бродит по загону и снова ложится. Частые и сильные схватки. 17 час. 13 мин. За одну минуту восемь схваток. 17 час. 18 мин. Схватки прекратились, лежит спокойно. 17 час. 20 мин. Сильные схватки. Встала. Стоит, широко расставив ноги, тяжело дышит. 17 час. 21 мин. Непрерывные схватки, теленок показался сильнее. 17 час. 23 мин. Продолжает стоять. Сильные и непрерывные схватки. При схватках вытягивает шею и задирает голову кверху. 17 час. 25 мин. Теленок вышел из родовых путей и упал на землю. Приблизились другие олени. Самка яростно отгоняет их. 17 час. 27 мин. Теленок начинает шевелить ногами и пытается поднять голову. 17 час. 28 мин. Самка начала облизывать теленка с головы. 17 час. 30 мин. Продолжает облизывать теленка. 17 час. 32 мин. Теленок слегка приподымает голову и кричит. 17 час. 33 мин. Самка вновь отгоняет подошедших оленей, возвращается и продолжает облизывать теленка. 17 час. 38 мин. Теленок шевелится, приподымает голову и кричит. 17 час. 46 мин. Теленок свободно подымает голову, кричит. 17 час. 50 мин. То же. Самка вновь начала вылизывать теленка. 17 час. 59 мин. Теленок пытается приподняться на передние ноги, но неудачно и тут же падает. 18 час. 15 мин. Теленок все время продолжает попытки подняться на ноги, однако попрежнему неудачно. 18 час. 21 мин. Теленок стал на «колени» передних ног, пытается подняться на задние, но падает. 18 час. 27 мин. После нескольких неудачных попыток встать теленок лежит спокойно. Самка его облизывает. 18 час. 35 мин. Теленок часто кричит. 18 час. 50 мин. Теленок продолжает лежать, время от времени кричит. 18 час. 55 мин. Снова пытается подняться на ноги, но неизменно неудачно. 19 час. 00 мин. Почти совсем поднялся на ноги, но опять упал. Громко и продолжительно кричит. 19 час. 02 мин. Встал на задние ноги и на «колени» передних. Продержался в этом положении одну минуту и упал.

19 час. 08 мин. Поднялся на передние и задние ноги, но тотчас упал. 20 час. 10 мин. Снова встал, но опять упал. 20 час. 15 мин. Встал на ноги, плохо держится, ибо они разъезжаются в стороны, упал. 20 час. 21 мин. Встал. Стоит. При первой же попытке двинуться с места упал. 20 час. 24 мин. Встал, прошел 1,5 метра до самки и упал. 20 час. 28 мин. Поднялся на ноги. Ищет вымя. Нашел, начал сосать. 20 час. 32 мин. Кончил сосать и упал.



Рис. 1. Первые движения и характерные позы новорожденных бухарских оленей

Описанный выше случай отела можно считать достаточно типичным. Отметим только, что продолжительность акта деторождения варьирует в очень широких пределах. Иногда самки телятся стоя, иногда лежа на правом или левом боку.

Первые два-три дня новорожденные олени почти все время лежат, поднимаясь на ноги только для того, чтобы пососать молока. В после-

дующие дни активность их постепенно возрастает, они начинают следовать за матерями и даже довольно быстро бегать, хотя на ногах держатся еще не совсем твердо. В недельном возрасте они уже свободно следуют за самками, которые кормят их 4—6 раз в день. Первые движения и характерные позы новорожденных бухарских оленей приведены на рис. 1.

По своим размерам новорожденные бухарские олени значительно уступают маралам. Как видно из приведенных цифр, различия в размерах весьма значительны (табл. 1).

К сожалению, мы не располагаем достаточным количеством собственных наблюдений над весом новорожденных. Два теленка бухарских оленей, взвешенные в однодневном возрасте, имели живой вес 8,3 кг и 9 кг. По данным П. И. Черетаева, молодые маралы в возрасте от 2 до 6 дней имеют в мараловодческих хозяйствах Алтая живой вес от 11,4 до 22,0 кг, самцы в среднем 16,0, самки—15,8 кг.

Таблица 1

	Маралы ($n = 5$)	Бухарские олени ($n = 8$)
Длина тела от конца морды до корня хвоста в см	92—101	78—86
Длина тела от холки до корня хвоста в см	53—57	36—42
Длина хвоста в см	6—8	5—7
Высота в холке в см	74—77	56—60
Высота в крестце в см	76—84	59—64
Обхват в груди в см	58—67	48—52
Высота уха в см	13—14	12—13

Помимо общих размеров тела и веса, телята бухарских оленей и маралов довольно сильно различаются также и по окраске (рис. 2 и 3). У бухарских оленей лобно-теменная часть головы, верхняя часть шеи, спина и бока очень интенсивного коричневого цвета. Нижняя часть шеи, брюхо и ноги (ниже метакарпального и метатарзального суставов) более светлой и тусклой серовато-коричневой окраски. Зеркало большое, широкое, рыжевато-ржавого цвета, так же как и верхняя часть хвоста. Вдоль средней линии шеи и спины, от затылка до передней границы зеркала, тянется интенсивно окрашенный черновато-коричневый ремень. По бокам его, с каждой стороны, идет непрерывный ряд тесно стоящих друг к другу небольших белых пятен. Спина и бока также испещрены многочисленными яркими и хорошо оконтуренными пятнами.

У маралов окраска верхних частей тела коричневатая, менее контрастная и насыщенная, чем у бухарских оленей. Интенсивность этого основного тона варьирует, впрочем, довольно значительно. Нижние части тела светлее спины и боков, коричневатый цвет здесь слабее и смешан с светлым серовато-буроватым тоном. Большое широкое зеркало и верхняя поверхность хвоста рыжевато-ржавого цвета. Вдоль средней линии и шеи и спины идет интенсивно окрашенный темнокоричневый ремень, продолжающийся и на зеркале в виде коричневато-бурой полосы, ясно заметной на общем более светлом фоне окраски последнего. По бокам ремня расположены два параллельных друг другу ряда белых пятен. Белые пятна, многочисленные на боках и на спине, менее резко очерчены, дальше отстоят друг от друга и менее ярки, чем у бухарских оленей. Зеркало в нижней своей части окаймлено довольно яркими коричневато-бурыми полосами. В верхней части его это окаймление менее ярко выражено и представляется несколько растушеванным.

Молодые олени развиваются весьма быстро. В двухнедельном возрасте они уже прекрасно бегают, делают высокие прыжки, становятся быстрыми и ловкими животными. Приблизительно в месячном возрасте они начинают постепенно поедать те же корма, что и взрослые животные, и скоро этот род питания у них становится таким же регулярным, как питание молоком матери. С этого же момента появляется у них и

жвачка, ранее отсутствовавшая. Лактационный период у самок продолжается почти год; молодые олени, таким образом, питаются молоком почти до рождения нового теленка, В случае гибели этого последнего,



Рис. 2. Новорожденный марал в возрасте 4 дней

прошлогодний теленок, уже достигший внушительных размеров, продолжает сосать мать и дальше. Нами наблюдались случаи, когда самка кормила одновременно и прошлогоднего и новорожденного теленка.



Рис. 3. Новорожденный бухарский олень в возрасте 1 суток

Яркая пятнистая окраска телят со временем тускнеет. К осени (маралы — раньше, бухарские олени — позже) молодые животные начинают линять. Пятнистость постепенно исчезает, вследствие выпадения волос на теле волосяной покров становится все более редким и тонким, мало-помалу заменяясь новым зимним мехом. Маралы — в октябре, бухарские олени — в ноябре надевают полный зимний наряд, уже совершенно

6*

лишенный признаков пятнистости и в основном сходный по окраске с таковым взрослых животных.

О темпе роста молодняка дают представления данные по весу молодых маралов, заимствованные нами из неопубликованной статьи П. И. Черетаева. За три первых месяца жизни вес маралов возрастает почти в 3—3,5 раза, к семи месяцам — в 4,5—5 раз и к двенадцати месяцам — почти в 8 раз. В годовалом возрасте вес молодых маралов равен примерно половине веса совершенно взрослого животного. Свойственный оленям половой диморфизм в общих размерах тела сказывается довольно рано: уже в трехмесячном возрасте самцы по весу заметно превосходят самок (табл. 2).

Таблица 2

Живой вес молодых маралов (в кг)

Возраст	Самцы			Самки		
	мин.	макс.	среднее	мин.	макс.	среднее
От 2 до 6 дней	11,4	22,0	16,0	13,6	—	15,8
3 месяца	45,8	67,4	55,0	29,6	50,5	17,0
7 месяцев	86,0	103,0	76,7	55,0	88,0	71,7
12 месяцев	120,0	138,0	130,6	117,0	120,0	118,5

Дальнейшее увеличение веса идет уже гораздо медленнее. По данным мараловодческих совхозов самцы в различном возрасте имеют следующий живой вес (в кг):

двухлетки	189
трехлетки	231
четырехлетки	248
пятилетки	262
шестилетки	280
семилетки и старше	297

Таким образом, за второй год жизни маралы увеличивают свой живой вес почти на 50%. За третий год прирост в весе составляет в среднем около 40 кг, а за четвертый — всего 17 кг. К шести или семи годам систематическое увеличение веса прекращается или становится весьма незначительным.

Выводы

1. «Рев» у маралов происходит с начала сентября до середины ноября, а у бухарских оленей — со второй половины сентября до конца ноября.

2. Течка у самок начинается на 2—4 недели позже, чем «рев» у самцов. Период спаривания растянут примерно на 2 месяца. Бо́льшая часть самок маралов спаривается в конце сентября — начале октября, а самка бухарского оленя — в середине октября.

3. Рождение молодых происходит со второй половины мая до первой половины июля, а у бухарских оленей — с первой половины июня до второй половины июля.

4. Новорожденные маралы и бухарские олени значительно отличаются друг от друга окраской и размерами тела.

Литература

1. Beninde J., Zur Naturgeschichte des Rothirsches, 1937.—2. Дмитриев В. В. Копытные звери Алтайского заповедника и прилежащих мест, Труды Алтайского гос. заповедника, 1938.—3. Kiessling W., Der Rothirsch, 1925. 4. Митюшев П. Б., Пантовая продуктивность марала, Сборник «Вопросы пантового оленеводства», 1934.—5. Raesfeld F., Das Rotwild, 1920.—6. Соловьев Д. К., Саянский промыслово-охотничий район и соболиный промысел в нем, 1921.—7. Туркин Н. В. и Сатунин К. А., Звери России, 1902.—8. Флеров К. К., Туркестанский олень, или хангул, Материалы по паразитологии и фауне Южного Таджикистана, 1932.—9. Черетаев П. И., Влияние возраста на панты марала, Рукопись ВЗИПСУ, 1935.

THE BIOLOGY OF THE REPRODUCTION OF CERVUS ELAPHUS L.

V. I. ZALKIN

Zoological Museum of the State University, Moscow

Summary

In the present article the author gives a report of his observations, carried out on the reproduction of marals (C. elaphus sibiricus) and Bukharian deers (C. elaphus bactrianus) in the Moscow Zoological Garden.

1. The breeding period in C. elaphus sibiricus lasts from early in September and until middle November; in C. elaphus bactrianus it lasts from the second fortnight of September and until the end of November.

2. The oestrus in the females begins 2—4 weeks later than the matrimony period in males. Most of the females of C. elaphus sibiricus copulate late in September or early in October, whereas the females of C. elaphus bactrianus copulate towards the middle of October.

3. The young are produced in C. elaphus sibiricus since the second half of May until the first half of July; in C. elaphus bactrianus, since the first half of June and until the second half of July.

4. Newborn of C. elaphus sibiricus and those of C. elaphus bactrianus differ strongly in coloration, weight and body dimensions.

СОДЕРЖАНИЕ XXIII ТОМА

Ответственный редактор акад. *С. А. Зернов*

Подписано к печати 25/XI 1944 г. А12210 Печ. л. $5^1/_2$. Учетно-изд. л. $8^1/_4$.
Тираж 2000. Цена 8 руб. Заказ № 1167.

18-я типография треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР,
Москва, Шубинский пер., 10.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Цена 8 руб.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. **Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях,** в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранные резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. **Детально история вопроса, как правило, излагаться не должна.** Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.—5. Выводы, в виде отдельных, сжато изложенных параграфов.— 6. Список цитированной литературы.— 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги), на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой 1/2 см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советских энциклопедиях. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; $м^3$; $см^3$; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов) Желательно, чтобы рисунки были на 1/3 больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названий вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например, A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов):

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914, или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница; издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 1/5 текста всей статьи и по возможности снабжаться переводами специальных терминов и указанием, на какой иностранный язык автору желательно сделать перевод.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: **Москва, ул. Герцена, д. № 6,** Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.